

UNIVERSITÉ DE PARIS — FACULTÉ DE PHARMACIE

Année 1961-1962

N° D'ORDRE 353

SÉRIE U

THÈSE

PRÉSENTÉE

à la Faculté de Pharmacie de l'Université de Paris

POUR L'OBTENTION

du titre de Docteur en Pharmacie

(Diplôme d'Université)

par

DANG - VAN - LIEM

Pharmacien

Diplômé de C. E. S. de Sérologie

" RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES TRICOQUES "

Soutenue le 21 Mars 1962

JURY

MM.

P. CRÉTÉ, Président

G. DEYSSON, Professeur

G. DILLEMANN, Professeur

PARIS 1962

Jean D'HALLUIN, Éditeur

1, rue Lobineau · PARIS 6^e

UNIVERSITÉ DE PARIS — FACULTÉ DE PHARMACIE

Année 1961-1962

N° D'ORDRE 353

SÉRIE U

THÈSE

PRÉSENTÉE

à la Faculté de Pharmacie de l'Université de Paris

POUR L'OBTENTION

du titre de Docteur en Pharmacie

(Diplôme d'Université)

par

DANG - VAN - LIEM

Pharmacien

Diplômé de C. E. S. de Sérologie

"RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES TRICOQUES"

Soutenue le 21 Mars 1962

JURY

{ MM.
P. CRÉTÉ, Président
G. DEYSSON, Professeur
G. DILLEMANN, Professeur

PARIS 1962

Jean D'HALLUIN, Éditeur

1, rue Lobineau - PARIS 6^e



PERSONNEL

DE LA FACULTÉ DE PHARMACIE DE PARIS

ADMINISTRATION

- MM. G. VALETTE, Doyen, ✱, ☉ C.
 M.-M. JANOT, Assesseur, ✱, ☉ C.
 G. CUVIER, Secrétaire Général, ✱, ☉ I.
 L. JEANDEL, Secrétaire Général-Adjoint, ☉ I.
 M^{me} S. CERTAIN, Secrétaire, ☉ I.
 M^{me} M.-L. ESPINASSE, Secrétaire, ☉ I.

DOYEN HONORAIRE

- M. René FABRE, C ✱, ☉ C, Membre de l'Institut.

PROFESSEURS HONORAIRES

- MM. René FABRE, C ✱, ☉ C, Membre de l'Institut.
 DELEPINE, C ✱, ☉ C, Membre de l'Institut.
 LAUNOY, O ✱, ☉ I.
 FLEURY, O ✱, ☉ I.
 MASCRE, O ✱, ☉ C.
 PICON, O ✱, ☉ I.
 BEDEL, ✱, ☉ I.

PROFESSEURS

- | | |
|----------------------------|---|
| MM. M. JANOT, ✱, ☉ I | Pharmacie galénique (T.). |
| G. VALETTE, ✱, ☉ I | Pharmacodynamie (T.). |
| R. PARIS, ✱, ☉ I | Histoire naturelle des médicaments simples d'origine végétale (T.). |
| M. GUILLOT, ✱, ☉ I | Physique (T.). |
| J. GAUTHIER, ✱, ☉ I | Chimie organique (T.). |

M ^{lle}	S. LAMBIN, *, ☉ I	Microbiologie (T.).
MM.	Y. RAOUL, *, ☉ I	Zoologie appliquée (T.).
	J. COURTOIS, *, ☉ I	Chimie biologique (T.).
	L. DOMANGE, *, ☉ I	Chimie minérale (T.).
	P. CRETE, *, ☉ I	Botanique (T.).
MM.	R. TRUHAUT, O *, ☉ I ..	Toxicologie et Hygiène industrielle (T.).
	A. MORETTE, *, ☉ I	Hydrologie (T.).
	R. CAVIER, ☉ I	Parasitologie (T.).
	A. QUEVAUVILLER, ☉ I ..	Hygiène et Éducation sanitaire.
	R. MOREAU, *, ☉ I	Pharmacie chimique (T.).
	J. GUY, ☉ I	Mathématiques appliquées aux sciences physiques et biologiques (T. P.).
	A. GERMAN, ☉ I	Virologie et sérologie (T. P.).
	M. PIETTE, ☉ I	Biologie sanguine (T. P.).
	P. MALANGEAU, ☉ A	Chimie analytique (T.).
	M. GIRARD, ☉ I	Chimie appliquée à l'expertise (T.).
	G. DILLEMANN	Législation, Déontologie et Histoire de la Pharmacie (T.).
	G. DEYSSON, ☉ I	Professeur à titre personnel.
	J. FLAHAUT, ☉ A	Professeur à titre personnel.
	C. BOUDENE	Professeur sans chaire.
	A. LE HIR	Professeur sans chaire.
	J. RENAULT, ☉ A	Professeur sans chaire.

MAITRES DE CONFÉRENCES

MM.	P. LARUELLE	Physique.
	G. LE MOAN	Toxicologie.
	P. ROSSIGNOL	Pharmacodynamie.
	H. RENAULT, ☉ A	Pharmacie chimique.
	G. PAOLETTI	Radio-isotopes. Applications à la Biologie et à la Pharmacie.
	A. MANGEOT, ☉ I	Chimie analytique.
	P. DELAVEAU	Biologie végétale.
	P. REYNAUD	Sciences physico-chimiques.
	A. DESVIGNES, ☉ A	Microbiologie.
	F. PERCHERON	Biochimie.
	J. SAVEL	Sciences naturelles.
	J. BORY	Sciences naturelles.

CHEFS DE TRAVAUX PRATIQUES

MM.	P. CORRIEZ, ☉ I	Physique.
	J. DUCHENNE	Microbiologie.
	J. GARDENT	Chimie analytique, 1 ^{re} année.
	P. GESTEAU, *, ☉ I	Physique biologique.
	J. HARISPE, ☉ I	Chimie générale et pharmaceutique.
	J. HENRY	Chimie (4 ^e année).

	M. LECLERC, ☉ A	Chimie biologique.
	R. LELUC	Microbiologie.
	M. LEMONNIER	Chimie analytique (2 ^e et 3 ^e années).
M ^{lle}	S. LONGUEVALLE, ☉ I ...	Service des examens de chimie.
MM.	P. PELLERIN	Chimie analytique (2 ^e et 3 ^e années).
	P. POUILLAIN	Hématologie.
M ^{lle}	M. ROBERT	Sérologie.
M ^{lle}	A. ROLLEN, ✱, ☉ A	Biologie végétale.
M.	P. BINET	Biologie Animale.

*INSTITUT DE PHARMACOTECHNIE
ET DE PHARMACODYNAMIE*

M.	A. CAVE	Chef de travaux de pharmacotechnie galénique.
M ^{lle}	H. MORIN, ☉ A	Chef de travaux de pharmacodynamie.
M.	ROBBA	Chef de travaux de pharmacotechnie chimique.

BIBLIOTHEQUE

M ^{lle}	RUYSSEN, ✱, ☉ I	Conservateur, chargé de la Direction.
M ^{lle}	LAVAUD, ☉ I	Conservateur.
M ^{mes}	DESGRIPPES, ☉ I	Bibliothécaire.
	KREHMER, ☉ I	Bibliothécaire.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A MONSIEUR R. SOUEGES,
Membre de l'Institut,

en hommage de ma respectueuse reconnaissance

A MON MAITRE,
MONSIEUR LE PROFESSEUR P. CRETE,

*qui m'a donné le sujet de ce travail et m'a
guidé pour sa réalisation,
en hommage de ma profonde et respectueuse
gratitude*

A MONSIEUR LE PROFESSEUR G. DEYSSON,

*qui a accepté de juger ce travail,
avec ma bien sincère reconnaissance.*

A MONSIEUR LE PROFESSEUR G. DILLEMANN,

*qui s'est intéressé à ce travail,
avec ma vive gratitude.*

A MON ANCIEN MAITRE DE STAGE, MONSIEUR R. JOFFARD,

Ex-Président du Conseil National de l'Ordre des Pharmaciens,
*en témoignage de ma profonde et affectueuse
reconnaissance.*

A MES CHERS PARENTS,

A MES CHERS FRÈRES ET SŒURS,

A MES CHERS AMIS,

témoignage de ma profonde affection.

Sommaire

1. INTRODUCTION	11
Caractères généraux des Euphorbiacées ; limites de l'ordre des Tricoques ; exposé critique des données actuelles d'embryologie générale	
Embryologie des Euphorbiacées	20
Comparaison entre les caractères embryologiques des Euphorbiacées et ceux des familles qui en ont été rapprochées par les divers systématiciens	
2. EMBRYOGENIE des TRICOQUES	
— A — Le développement de l'embryon chez les Euphorbiacées	
a) sous-famille des Phyllanthoïdées	31
Tribu des Phyllanthées	32
Sous-tribu des Phyllanthinées	32
Embryogénie du <i>Phyllanthus Niruri</i> L.	32
* Embryogénie du <i>Phyllanthus grandifolius</i> L.	32
Conclusions générales sur les Phyllanthinées	34
b) sous-famille des Crotonoïdées	35
Tribu des Chrozophorées	35
Embryogénie du <i>Chrozophora obliqua</i> A. Juss.	36
Tribu des Acalyphées	37
Sous-tribu des Mercurialinées	37
* Embryogénie du <i>Mercurialis perennis</i> L.	37

* Embryogénie du <i>Mercurialis annua</i> L.	39
Conclusions générales sur les Mercurialinées	41
Sous-tribu des Acalyphinées	42
Embryogénie des <i>Acalypha</i>	42
Conclusions générales sur les Acalyphinées	44
Sous-tribu des Ricininées	44
* Embryogénie du <i>Ricinus communis</i> L.	45
Tribu des Manihotées	47
* Embryogénie du <i>Manihot carthaginensis</i> Jacq.	47
Tribu des Euphorbiées	50
* Embryogénie de l' <i>Euphorbia geniculata</i> Ortega	50
* Embryogénie de l' <i>E. palustris</i> L.	53
* Embryogénie de l' <i>E. helioscopia</i> L.	55
Embryogénie de l' <i>E. exigua</i> L.	58
Embryogénie de l' <i>E. Rothiana</i> Spreng	59
* Embryogénie de l' <i>E. Myrsinites</i> L.	61
Conclusions générales sur le genre <i>Euphorbia</i>	64
c) Conclusions générales sur les Euphorbiacées. De l'hétérogénéité des Euphorbiacées - Variations au sein des espèces appartenant à un même genre	66
— B — Le développement de l'embryon chez les Buxacées	71
* Embryogénie du <i>Buxus sempervirens</i> L.	71
— C — Le développement de l'embryon chez les Callitrichacées	75
Embryogénie du <i>Callitriche vernalis</i> Kuetz	75
— D — Affinités des Euphorbiacées, des Buxacées et des Callitrichacées entre elles.	
Leurs relations avec les autres Angiospermes :	
1°) Euphorbiacées	77
2°) Buxacées	78
3°) Callitrichacées	79
3. RESUME	81

* Les études embryogéniques marquées d'un astérisque correspondent à nos travaux personnels.

I - INTRODUCTION

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES EUPHORBIACÉES :

LIMITES DE L'ORDRE DES TRICOQUES ; EXPOSÉ CRITIQUE

DES DONNÉES ACTUELLES D'EMBRYOLOGIE GÉNÉRALE

Les Euphorbiacées sont l'une des quatre plus grandes familles des Phanérogames. Le nombre de leurs espèces qui est compris entre huit mille et dix mille est inférieur à celui des Composées, des Légumineuses, des Orchidées, mais égale à peu près celui des Graminées. Pax et Hoffman (1931) dénombrent 283 genres sûrs et 19 genres dont l'inclusion dans la famille peut paraître encore douteuse. La définition des Euphorbiacées repose avant tout sur des critères tirés des particularités florales, de la nature du fruit et de la structure de la graine.

Les fleurs sont unisexuées, presque toujours petites, à formule fréquemment très réduite, souvent apétales et parfois même leur calice peut être rudimentaire ou nul. L'ovaire est habituellement triloculaire par soudure de trois carpelles fermés individuellement, parfois biloculaire ou tétraloculaire, rarement uniloculaire par avortement ou multiloculaire. Les ovules, au nombre de un à deux dans chaque loge, sont anatropes, pendants, ont leur raphé ventral et le funicule se dilate dans le micropyle en un obturateur qui sert à la conduction et à la nourriture du tube pollinique.

Le fruit est fait habituellement de trois coques se séparant élastiquement de la colonne axiale placentaire qui est persistante. La déhiscence est septicide, loculicide et septifrage. Très rarement, le fruit est un akène, parfois une baie. A partir du tégument entourant le micropyle, il se forme souvent une sorte d'arillode, la *caroncule*, facilement identifiable sur la graine. *L'albumen est presque toujours très développé, oléagineux. L'embryon a la radicule dirigée vers le haut : c'est le seul caractère morphologique qui soit constant, puisque, autrement, il peut être droit ou courbe, à cotylédons minces et larges le plus souvent, mais parfois aussi épais ou étroits.*

L'appareil végétatif des Euphorbiacées ne présente pas de caractères constants. Les feuilles sont fréquemment stipulées.

En définitive, on peut dire des Euphorbiacées que ce sont leurs ovules qui les caractérisent le mieux : leur micropyle est tourné vers le haut et en dehors ; leur nombre est toujours défini, chaque loge en renfermant tantôt un, tantôt deux ; ils possèdent presque toujours un obturateur. Enfin les Euphorbiacées ont toutes des fleurs unisexuées. La morphologie du fruit à laquelle beaucoup de systématiciens attachent encore de nos jours une grande importance, est un critère qui doit être utilisé seulement avec de grandes réserves : c'est en partie l'intérêt variable que l'on porte à la composition du fruit qui est cause des variations très grandes constatées dans les limites de la famille, dans sa place dans les classifications et dans les divisions et subdivisions qui en ont été proposées.

Pour G. Bentham et J.-D. Hooker (1883), les Euphorbiacées font partie des Dicotylédones monochlamydées et de l'ordre des Unisexuées. Les Euphorbiacées comprennent six tribus : les *Euphorbiées*, les *Sténolobées*, les *Buxées*, les *Phyllanthées*, les *Galéariées*, les *Crotonées*. La dernière tribu, la plus complexe, se subdivise en huit sous-tribus : les *Jatrophées*, les *Eucrotonées*, les *Chrozophorées*, les *Adrianées*, les *Acalyphées*, les *Géloniées*, les *Plukénétiées*, les *Hippomanées*.

Pour S. Endlicher (1836-1840), les Euphorbiacées se rattachent à la « classe » des Tricoques dans laquelle il place également les Empétrées et les Stackhousiacées. Les Euphorbiacées

sont divisées en six tribus : les Euphorbiées, les Hippomanées, les Acalyphées, les Crotonées, les Phyllanthées, les Buxées.

H. Baillon (1874) détache, des Euphorbiacées, les Buxées qu'il élève au rang de famille autonome, mais leur adjoint deux nouvelles tribus, celles des Callitrichées et des Dichapétalées.

Les Euphorbiacées sont réparties en séries (tribus) à carpelles uniovulés (Euphorbiées, Ricinées, Jatrophées, Crotonées, Excécariées) et en séries que caractérisent des carpelles biovulées (Dichapétalées, Phyllanthées, Callitrichées).

Dans le système d'Engler et Prantl (1931), les Euphorbiacées sont rattachées à la série (ordre) des Géraniales et à la sous-série des Tricoques. Ces Tricoques, en plus des Euphorbiacées, comprennent les Daphniphyllacées, aux affinités incertaines. Les Dichapétalées de Baillon en sont séparées et forment l'unique famille de la sous-série des Dichapétalinées qui précède immédiatement celle des Tricoques. Il en va de même des Callitrichées qui sont devenues des Callitrichacées et représentent à elles seules la sous-série des Callitrichinées, placées à la suite immédiate des Tricoques. Mais, alors que A. Engler et K. Krause (1931) reconnaissent aux Dichapétalacées d'étroites relations avec les Euphorbiacées, F. Pax et K. Hoffmann (1931) ne croient pas à une parenté directe des Callitrichacées et des Euphorbiacées. Quant aux Buxacées elles font partie d'un ordre assez éloigné de celui des Tricoques, les Sapindales (Engler et Prantl 1931).

Les Euphorbiacées, en définitive, sont divisées en *Platylobées* et *Sténolobées* d'après la largeur des cotylédons. Chez les *Platylobées*, la sous-famille des *Phyllanthoïdées* est réduite aux tribus des *Phyllanthées* et des *Bridéliées*, mais les *Crotonoïdées* comprennent les *Crotonées*, les *Chrozophorées*, les *Joannesiées*, les *Acalyphées*, les *Pachystromatées*, les *Daléchampiées*, les *Pérées*, les *Cluytiées*, les *Manihotées*, les *Géloniées*, les *Hippomanées* et les *Euphorbiées*. Chez les *Sténolobées*, la sous-famille des *Poranthéroïdées*, groupe les *Poranthérées* et les *Calétiées*, celle des *Ricinocarpoidées* est divisée en *Ricinocarpées* et *Ampérées*. C'est à cette classification de la famille des Euphorbiacées que nous nous référons pour exposer les résultats de nos recherches embryologiques.

Dans ses « *Eléments de Botanique* », Ph. Van Tieghem (1898) a fait preuve d'idées originales dans la classification des végétaux. Il s'est efforcé d'étudier les quatre embranchements du règne végétal en suivant l'ordre ascendant du perfectionnement, c'est-à-dire en partant des Thallophytes les plus inférieurs pour s'acheminer peu à peu vers les Phanérogames les plus élevées. Nous devons à la vérité de signaler qu'il a été rarement suivi par les autres systématiciens. Sa classification est basée avant tout sur la structure de l'ovule. C'est ainsi qu'il classe les Euphorbiacées dans l'alliance des Malvales, caractérisée, dans le sous-ordre des Renonculinées, par un androcée méristémone et des carpelles fermés. Les Renonculinées elles-mêmes font partie de la sous-classe des Séminées et de l'ordre des Bitégminées. Le sous-ordre des Renonculinées a la particularité d'avoir une corolle dialypétale et un ovaire supère. Les Euphorbiacées se distinguent des autres Malvales par leur unisexualité. « Par la constante unisexualité des fleurs, le fréquent avortement de la corolle, l'absence de calice et la réduction de l'androcée à une seule étamine dans plusieurs genres, la famille des Euphorbiacées se montre le représentant le plus dégradé de l'alliance des Malvales ». Les Dichapétalacées font également partie des Renonculinées, mais dans une autre alliance, celle des Célastrales, caractérisée par son isostémonie; elles diffèrent des familles voisines par leurs loges à deux ovules hyponastes, c'est-à-dire anatropes, pendants, à raphé interne. Les Buxacées sont par contre, parmi les Séminées, des Bitégminées apétales, périnthées à ovaire supère. Elles font partie du sous-ordre des Chénopodinées et sont placées, de façon assez inattendue, il faut bien le reconnaître, entre les Urticacées et les Polygonacées. Quant aux Callitrichacées, elles sont incorporées dans la sous-classe des Séminées, dans l'ordre des Unitegminées et le sous-ordre des Salicinées que caractérise l'absence du périanthe. De cette classification de Van Tieghem, nous retiendrons surtout qu'il rapproche, comme beaucoup d'autres systématiciens, les Euphorbiacées des Malvacées et qu'il en sépare nettement les Callitrichacées, les Buxacées et les Daphniphyllacées.

Nous indiquerons cependant encore le point de vue de quel-

ques autres systématiciens contemporains de façon à souligner tout particulièrement combien incertaines sont les limites de l'ordre des Tricoques, particulièrement celles des Euphorbiacées.

Dans le *Tratato de Botanica sistematica* de R. Wettstein (1944), traduction espagnole de « Handbuch der systematischen Botanik » (R. Wettstein, 1924), l'ordre des Tricoques inclut les Euphorbiacées, les Daphniphyllacées, les Dichapétalacées, les Buxacées et les Callitrichacées. C'est une acception très large de l'ordre des Tricoques qui, malgré la valeur du traité, semble marquer un recul par rapport aux autres systèmes. R. Wettstein, fait cependant mention de la position incertaine des Callitrichacées dans la systématique des Dicotylédones. La division en tribus n'est pas indiquée. Les sous-familles que comprennent les Euphorbiacées sont les Crotonoïdées, avec un seul ovule par loge et des laticifères fréquents, les Phyllanthoïdées à deux ovules par loge et sans laticifères, les Ricinocarpoïdées et les Poranthéroïdées à cotylédons très étroits.

Pour L. Benson (1957), qui s'inspire beaucoup de la classification de Bailey, l'ordre des Euphorbiales (= Tricoques) se situe entre les Malvales et les Géraniales ; il est réduit à deux familles : les Euphorbiacées et les Buxacées. Les Dichapétalacées en sont écartées étant donné leur position systématique incertaine. Les *Daphniphyllum* sont inclus dans les Euphorbiacées. Les Callitrichacées forment à elles seules un ordre placé entre les Empétrales et les Podostémales.

Dernièrement, L. Emberger, dans le traité de Botanique de M. Chadeaud et L. Emberger (1960), a pris sur le problème des limites des Tricoques et de leurs relations phylogénétiques, une position bien déterminée.

Pour Emberger, les Tricoques sont un phylum et un ordre unique comprenant les Euphorbiacées, les Daphniphyllacées, les Dichapétalacées, les Lophopyxidacées ; cependant les trois dernières familles n'auraient pas, avec les Euphorbiacées, des affinités absolument certaines. Les Euphorbiacées seraient tellement hétérogènes qu'elles devraient être dissociées en familles distinctes dont certaines ne seraient peut-être pas des Trico-

ques. Emberger souligne, comme tous les autres systématiciens, la parenté assez étroite des Malvales et des Euphorbiacées au point, écrit-il, que l'on pourrait « rattacher les Tricoques comme simple ordre au phylum des Gruinales - Malvales ». Cependant, il préfère encore la solution du phylum indépendant issu, parallèlement à ceux des Gruinales - Malvales et des Juglandales-Julianales, de la souche encore inconnue du groupe IV. Il adopte pour les Euphorbiacées la classification du « Pflanzenfamilien » d'Engler et Prantl.

Au sujet des Callitrichacées, il émet l'opinion que la famille est de position très incertaine : « Elle a été rapprochée des Halorrhagacées et des Euphorbiacées à cause du gynécée, du fruit et du pollen « crotonoïde ». Par ailleurs l'ovule ténuinucellé et unitégumenté, l'albumen cellulaire et les suçoirs, les poils, l'implantation des styles font penser aux Tubiflores ».

Pour Emberger, les Buxacées font partie du phylum des Térébinthales-Rubiales qui trouveraient comme les Tricoques leur point de départ dans la souche commune du groupe IV. Elles seraient des Térébinthales *sensu-stricto* que le fruit déhiscent, les ovules apotropes, l'absence de laticifères et l'embryogenèse écarteraient sensiblement des Euphorbiacées, tandis qu'elles se sépareraient également des Célastracées par l'absence de stipules, de disque, d'arille et de pétales.

Toutes les classifications actuelles demeurent basées avant tout sur des caractères tirés de la morphologie externe et, pour les établir, c'est très exceptionnellement que l'on fait intervenir, comme critères déterminants, les renseignements fournis par l'anatomie et l'embryologie. C'est ainsi que l'ordre dont les Euphorbiacées demeurent la famille la plus représentative continue à porter le nom de Tricoques. Les systématiciens, en gardant cette appellation plutôt que d'adopter le terme plus moderne d'Euphorbiales, soulignent l'intérêt qu'ils portent avant tout à la nature du fruit.

Si les familles groupées autour des Euphorbiacées ne sont pas les mêmes dans tous les systèmes, c'est que l'on prend souvent en considération l'épitéropie ou l'apotropie des ovules ce qui permet de rejeter de l'ordre certaines familles, telles que les Buxacées. On sait cependant que tous les auteurs ne sont

pas d'accord pour attribuer un caractère prépondérant à la position des ovules dans les loges ovariennes. Aussi, est-il certain que si l'anatomie avait donné des renseignements suffisants pour trancher parmi les opinions exprimées, on en aurait utilisé très volontiers les données ; seulement, la famille qui est le pivot de l'ordre, les Euphorbiacées, n'a pas de caractères anatomiques homogènes : chez les Crotonoïdés, il existe fréquemment des laticifères habituellement articulés, mais inarticulés cependant chez les Hippomanées, les Euphorbiées, le *Pachystroma* ; beaucoup de représentants de la sous-famille ont un liber périmédullaire qui peut être bien développé, mais qui est souvent très rudimentaire. Cependant dans la tribu des Euphorbiées en particulier, *il n'y a jamais de liber périmédullaire* et chez les Phyllanthoïdées, comme chez les Poranthéroïdées, le liber périmédullaire et les laticifères sont à la fois absents.

Si ces différences appartenaient en propre à un groupe homogène, elles pourraient utilement intervenir dans la délimitation de familles autonomes ou, tout au moins, de sous-familles. Dans d'autres groupes de végétaux, des critères aussi importants que ceux que l'on tire de la présence ou de l'absence de laticifères, de la différenciation d'un tissu criblé sur le pourtour de la moelle et même de la nature articulée ou inarticulée des laticifères suffiraient à justifier au moins la subdivision en familles qui pourraient même être rattachées à des ordres différents. Les Euphorbiacées, par les caractères de leurs fleurs, de leurs ovaires et de leurs fruits, paraissent tellement proches les unes des autres, que personne n'a jamais osé employer les critères anatomiques dans leur classification. C'est d'ailleurs la conclusion de Pax et Hoffmann (1931) qui écrivent « Pour délimiter de grands groupes de genres apparentés, l'anatomie n'est pas utilisable ». Ainsi, l'étude du bois secondaire entreprise par H.-H. Janssonius (*Tropical woods* 1929 : 19, p. 8-10) n'a aucun rapport avec la systématique usuelle. C'est dans la différenciation de groupes plus petits que l'anatomie devient importante. C'est ainsi qu'elle intervient chez les Chrozophorées et les Mercurialinées pour séparer les genres et on a également trouvé, à propos des Sténolobées, des critères distinctifs basés sur les données anatomiques. Au sein des genres *Croton*, *Chrozophora*,

Ditaxis, *Chiropetalum*, *Pera*, etc..., la formation du trichome peut-être utilisée avec profit pour la distinction des espèces.

Il est évident que, devant la variabilité des caractères anatomiques chez les Euphorbiacées même, il ne sert à rien de faire intervenir ceux que l'on rencontre dans les familles qui, telles les Dichapétalacées, les Buxacées peuvent être rangées dans l'ordre des Tricoques.

Si l'on ne veut accorder aux données anatomiques qu'une faible valeur en pensant que, dans le cas particulier des Euphorbiacées, la diversité de l'appareil végétatif peut expliquer leur manque d'homogénéité, pourquoi ne pas recourir aux données de l'embryologie ? En effet, si des différences existaient à ce niveau entre les genres que l'on groupe dans les Euphorbiacées, il serait difficile d'admettre qu'elles soient provoquées par des variations de la morphologie externe. Elle devraient avoir une signification très profonde et pouvoir justifier l'établissement de groupes distincts parmi les Euphorbiacées.

Cependant, il convient de faire un choix dans la valeur des données, que l'on peut tirer de l'embryologie. De façon générale, la formation des microspores chez les Angiospermes est très homogène. Les variations portent avant tout sur la nature du tapis staminal et sur le nombre de noyaux contenus dans le grain de pollen sortant de l'anthere, sur la morphologie externe enfin de ce pollen.

A propos de la genèse du gamétophyte femelle, le nombre des archéspores, la présence ou l'absence d'une cellule pariétale, la position de la macrospore fertile, le nombre des macrospores utilisées dans la formation du sac embryonnaire et la structure définitive de ce sac sont autant de critères qui peuvent être employés dans les classifications. Ils ont l'inconvénient d'être souvent assez homogènes et quand les variations se produisent, comme chez les Liliacées par exemple, on n'ose pas leur attribuer une grande valeur différentielle.

Quand l'albumen s'édifie après la fécondation, on sait que son développement peut se rattacher à des types différents : nucléaire, cellulaire ou intermédiaire. On a souvent l'impression que les phénomènes qui se passent au niveau de l'albumen, qui n'est en définitive qu'un simple tissu nourricier malgré le méca-

nisme compliqué qui lui donne naissance, sont conditionnés grandement par des faits d'ordre alimentaire et que les variations observées n'ont pas toujours une grande valeur dans les considérations d'ordre phylogénétique. Il en va différemment du jeune embryon dont les quelques cellules contiennent toutes les potentialités nécessaires pour l'édification de la future plante. On s'accorde généralement à reconnaître à la plantule une grande valeur phylogénétique parce que l'on retrouverait dans le mode de différenciation de ses tissus l'image de ce qui s'est passé dans les végétaux primitifs. Comment ne pas penser que les ressemblances ou les différences observées dans le mode de l'édification de l'embryon, bien mieux placé que la plantule pour éviter l'influence du milieu extérieur, ont suffisamment de valeur pour résoudre des problèmes de parenté dont aucun autre critère ne permet de venir à bout.

Cependant les données embryologiques au sens large du mot sont souvent méconnues dans l'étude phylogénétique des végétaux. On en a la preuve dans une phrase prononcée dans un colloque international sur l'évolution et la phylogénie chez les végétaux (Colloques internationaux du C.N.R.S., 1952) « Peut-on tirer des renseignements phylogéniques de l'embryologie ? On dit habituellement le contraire » Cette affirmation semble n'avoir pas soulevé de controverse. Comment s'en étonner ? Aucun embryologiste ne participait au Congrès ce qui donnait la part trop belle à leurs adversaires. Elle méconnaît ou rejette sans donner aucune raison *la loi du parallélisme* qui s'applique à tous les êtres vivants et que l'on peut résumer ainsi : « L'ontogénie est parallèle à la phylogénie ». Formulée par F. Müller (1864) elle devient : « L'histoire de l'évolution individuelle est une répétition courte et abrégée, une récapitulation en quelque sorte, de l'histoire de l'évolution de l'espèce » et c'est E. Haeckel (1875) qui l'impose au monde scientifique sous forme de cette simple proposition « L'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie ». A ce point de vue, l'embryogénie montre « que le plan général selon lequel se sont construits les types anciens se retrouve actuellement dans les formes jeunes des individus, que ceux-ci, très différents les uns des autres au terme de leur développement et classés dans des

séries divergentes, peuvent se rassembler aux premières étapes de leur évolution, autrement dit que des formes embryonnaires identiques peuvent se rencontrer dans divers grands groupements ». (R. Souèges, 1937).

L'une des faiblesses de l'embryologie réside dans les difficultés que l'on rencontre dans la réalisation des recherches portant en particulier sur l'ovule et la séminogénèse. Il est très difficile de se procurer dans de bonnes conditions les échantillons nécessaires pour ce genre de travaux et, quand il s'agit d'étudier par exemple l'embryogénie d'une espèce, il faut couramment réaliser des centaines de coupes au microtome de Minot ce qui nécessite, avec la coloration et l'observation, plusieurs mois de travail. Aussi, les données embryologiques s'accumulent-elles certes, mais avec beaucoup de lenteur. Elles sont obligatoirement fragmentaires ne portant parfois que sur une seule espèce dans une famille et, dans les cas les plus favorables, un tiers au maximum des genres a fait l'objet de telles études dans les familles quelque peu importantes. Si l'on ajoute à cela qu'il s'agit d'observations délicates et qui sont trop souvent contradictoires lorsqu'elles sont faites par des botanistes différents, on s'explique jusqu'à un certain point l'hésitation que les systématiciens éprouvent à utiliser les données de l'embryologie.

Quels sont, en gros, les résultats obtenus en ce qui concerne les Euphorbiacées et quelles sont les conséquences que l'on peut en tirer si on les compare aux données fournies par les familles rangées par certains, à tort ou à raison, dans l'ordre des Tricoques ?

Embryologie des Euphorbiacées :

Il est impossible de donner actuellement une vue d'ensemble de l'embryologie des Euphorbiacées, car nous ne possédons des renseignements que sur un nombre infime des espèces et des genres que comprend la famille. C'est ainsi que seuls les *Phyllanthus* et les *Securinega* ont été étudiés sur les 65 genres qui font partie de la sous-famille des Phyllanthoïdées ; nous ne disposons de descriptions plus ou moins complètes que sur une

dizaine des 208 genres groupés dans les Crotonoïdées. Quant aux Euphorbiacées australiennes, Poranthéroïdés, Ricinocarpoïdées, leurs caractères embryologiques nous sont encore complètement inconnus.

Chez les Euphorbiacées, on remarque que le tapis des anthères ne forme jamais un plasmode ; il est du type sécréteur. Au plus, P. N. Schürhoff (1924) a-t-il observé un début d'intrusion des cellules du tapis entre les grains de pollen chez *Euphorbia villosa* (*E. procera*). Les grains de pollen sont très souvent trinuclés au moment de leur émission, par exemple chez les Euphorbes, le *Manihot dichotoma* ; il est binucléé chez le *Mercurialis perennis*.

Les ovules sont toujours crassinucellés et bitégumentés ; chez d'assez nombreuses espèces, la pointe du nucelle traverse le micropyle et vient buter contre l'obturateur.

En général, il n'y a qu'une archéspore primaire, séparant une cellule pariétale qui, par divisions répétées, donne naissance à un complexe cellulaire assez développé. On a signalé chez diverses Euphorbiacées la présence de plusieurs archéspores primaires donnant un nombre correspondant de cellules-mères du sac embryonnaire, mais il s'agit souvent de variations individuelles plutôt que de caractères valables pour tous les représentants d'une espèce.

C'est le sac embryonnaire qui montre le moins d'homogénéité dans son développement, bien que, le plus souvent, il soit d'origine monosporique et comprenne huit noyaux normalement disposés (type normal ou *Polygonum*).

Phyllanthoïdées — Phyllanthées — Phyllanthinées.

Chez un *Ceramanthus* (= *Phyllanthus*) *sp.* le sac embryonnaire serait du type (*Enothera* c'est-à-dire monosporique et tétranucléé, d'après W. Arnoldi (1912). En réalité, il ressort des travaux de P. Maheshwari et O.R. Chowdry (1937) que le sac embryonnaire des *Phyllanthus* est du type normal (type *Polygonum*). Le sac embryonnaire est encore du type normal chez le *Securinega ramiflora* (J. Modilewski 1910).

Crotonoïdées — Crotonées

Le sac embryonnaire du *Croton ciliato-glanduliferum* (J. Modilewski 1910) est monosporique et octonucléé (type normal).

Crotonoïdées — Chrozophorées — Régulières

Le développement du gamétophyte femelle est conforme au type normal (type *Polygonum*) chez les *Chrozophora* (R. N. Kapil 1956 a et b ; G. Sharma 1956). K. D. Sharma (1955) pense que certains développements se rapporteraient au type *Scilla* (ou type *Allium*) c'est-à-dire que les sacs seraient disporiques et octonucléés, mais les détails qu'il fournit sont assez minces et ses observations ne sont accompagnées d'aucune figure.

Crotonoïdées — Acalyphées — Acalyphinées :

Chez certaines espèces d'*Acalypha* d'après W. Arnoldi (1912) et chez l'*Acalypha australis* d'après S. Tateishi (1927), le sac embryonnaire serait du type *Penæa* ou *Peperomia* (tétrasporique à 16 noyaux). Il en serait de même pour l'*A. tricolor* (B.G.L. Swamy et P. Balakrishna 1946) et pour l'*A. rhomboïdea* (Landes 1946). P. Maheshwari et B. M. Johri (1940, 1941) décrivent un type nouveau à propos de l'*A. indica*. Il se distingue du type *Penæa* en ce que les quatre groupes périphériques sont formés chacun seulement de deux cellules au lieu de trois : huit noyaux libres se rencontrent au centre pour former le noyau secondaire. J. Banerji (1949) retrouve le type *A. indica* chez l'*A. fallax*. Chez l'*A. lanceolata*, d'après T. Thathachar (1952), le développement serait conforme au type *Peperomia hispidula* (D.S. Johnson 1914) : le sac est tétrasporique et contient, quand il est mûr, une synergide, une oosphère et un noyau secondaire résultant de l'union des quatorze autres noyaux. C'est seulement le second cas signalé chez les Angiospermes. Il convient de noter que les observations de Banerji (1949) et de Thathachar (1952)

sont contradictoires, les appellations *A. fallax* et *A. lanceolata* étant des synonymes ; il peut se faire que les deux types de développement coexistent dans la même espèce. C'est encore au type *Penæa* que se conforme le développement du sac chez l'*A. malabarica* et l'*A. brachystachya* (Kapil 1960 ; P. K. Mukherjee 1958) ; chez l'*A. ciliata* (L.B. Kajale et K.S.N. Murthy, 1954) le sac embryonnaire est du type *Acalypha indica*.

Crotonoïdées — Acalyphées — Mercurialinées :

Chez le *Mercurialis annua*, le développement du sac embryonnaire est normal ; le sac est monosporique, octonucléé (E. Strasburger 1909).

Chez le *Mallotus philippinensis* (T. Thathachar 1953), le sac embryonnaire est du type *Penæa*.

Crotonoïdées — Acalyphées — Ricininées

Le sac embryonnaire du *Ricinus communis* (J. Modilewski 1910) est monosporique et octonucléé (type normal).

Crotonoïdées — Cluytiées — Cluytinées :

Chez le *Codixæum* d'après W. Arnoldi (1912), le sac aurait été du type *Ænothera*, mais F. Lundberg (1931) a démontré que, chez le *Codixæum variegatum*, les sacs embryonnaires sont octonucléés et obtenus très normalement. L'erreur d'Arnoldi est due à deux causes : les noyaux polaires s'unissent précocement ; les antipodes sont éphémères. Chez les *Trigonostemon*, Arnoldi (1912) lui-même décrit d'ailleurs un type normal.

Crotonoïdées — Manihotées :

Le *Manihot dichotoma* possède un sac monosporique à huit noyaux.

Crotonoïdées — Euphorbiées :

F. D'Amato (1939) a distingué quatre types différents du développement du sac dans le genre *Euphorbia*.

Le type normal, monosporique et octonucléé serait le plus commun. Il a été décrit par J. Modilewski (1910), chez l'*E. Lathyris*, l'*E. salicifolia*, l'*E. globosa*, l'*E. meloformis*, l'*E. Cyparissias*, l'*E. coralloïdes*, l'*E. variegata*, l'*E. helioscopia*, l'*E. Gerardiana*, l'*E. Ipecacuanha*, l'*E. heterophylla* ; par G. Donati (1913) chez l'*E. Peplus* ; par D'Amato (1939), chez l'*E. Paralias*, l'*E. falcata*, l'*E. pubescens* ; par D'Amato encore (1947) chez l'*E. natans*, l'*E. exigua*, l'*E. dendroides*, l'*E. segetalis*, l'*E. Terracina*, l'*E. prostrata* et l'*E. Bojeri*.

Le type *Allium* ou *Scilla* (disporique, octonucléé) a été observé chez l'*E. mauritanica* (M. Ventura 1933), chez l'*E. Characias* et l'*E. amygdaloides* (D'Amato, 1939), chez l'*E. Lagascæ* (D'Amato 1947).

Est conforme au type *Fritillaria* (tétrasporique, octonucléé), l'*E. dulcis* (E. Carano 1926; G. Martinoli 1940; R.N. Kapil 1961).

Enfin, le type *Penæa* (tétrasporique) à seize noyaux a été décrit par J. Modilewski (1909) et P. N. Schürhoff (1924) chez l'*E. procera*, par J. Modilewski (1911) chez l'*E. palustris*. Les cas de sacs tétrasporiques signalés par Dessiatoff (1911) chez l'*E. virgata* (type *Penæa*), par S.T. Sanchez (1938) chez l'*E. heterophylla*, par K.D. Sharma (1955) chez l'*E. pulcherrima* sont extrêmement douteux. Il faut remarquer en particulier, que Modilewski place l'*E. pulcherrima* dans les développements monosporiques, normaux.

Après la double fécondation, il se forme dans tous les cas un albumen nucléaire. Souvent, au fond du sac embryonnaire, il s'accumule du cytoplasme contenant des noyaux hypertrophiés. Le mode de développement de l'albumen a déjà été examiné chez d'assez nombreuses espèces. Les seules variations signalées résident dans le cloisonnement de l'albumen qui se fait plus ou moins rapidement.

L'embryogénie de la famille nous est très imparfaitement connue. En effet, les seules observations vraiment utilisables

sont tout d'abord celles de R. Souèges (1924/1925) qui nous fait suivre pas à pas les étapes du développement chez l'*Euphorbia exigua* puis celles de R. N. Kapil (1960) qui portent sur l'*Acalypha brachystachya* Hornem. Les deux espèces se rattachent à l'archétype du *Myosurus minimus*. Cependant on peut se demander si, dans une aussi vaste famille, les lois du développement de l'embryon sont toujours les mêmes.

En définitive, les Euphorbiacées sont caractérisées avant tout par leurs ovules bitégumentés et crassinucellés, la présence d'un obturateur, leur albumen nucléaire et, si l'on se base sur les deux seules observations valables, par un développement embryonnaire conforme au type du *Myosurus minimus*. Le sac embryonnaire est très souvent du type normal, assez souvent du type *Penæa* ou d'un type très voisin, plus rarement du type *Scilla* : il n'y a donc pas d'homogénéité à ce point de vue chez les Euphorbiacées.

Comparaison entre les caractères embryologiques des Euphorbiacées et ceux des familles qui en ont été rapprochées par les divers systématiciens :

Les Daphniphyllacées diffèrent fortement des Euphorbiacées par l'absence d'un obturateur et la nature de leur albumen, qui est cellulaire. Il n'y a qu'une cellule-mère du sac embryonnaire et le développement du sac se ferait selon le type normal chez le *Daphniphyllum macropodium*. Nous ne possédons aucune donnée sur l'embryogénie des espèces constituant la famille (d'après K. Schnarf, 1931).

L'embryologie des Dichapétalacées nous est pratiquement inconnue. Nous ne disposons que de quelques données portant essentiellement sur le *Dichapetalum toxicarium* : l'ovule est bien différent de celui des Euphorbiacées car, s'il est bien bitégumenté, il possède par contre un nucelle mince ; cependant, il ne se différencie pas d'assise épithéliale à partir du tégument interne (d'après K. Schnarf, 1931).

Les Buxacées diffèrent aussi beaucoup des Euphorbiacées par l'albumen du type cellulaire que l'on rencontre chez le *Buxus sempervirens* (Samuelsson 1913). Comme chez les

Euphorbiacées, l'ovule est bitégumenté et crassinucellé. Le développement du sac embryonnaire a été décrit par Jönsson (1881). L'archéspore primaire sépare une cellule pariétale qui donne une calotte. Le sac est du type normal. Sur l'embryogénie des Buxacées, nous ne disposons que des données très insuffisantes de J. Wiger (1935).

Chez les Callitrichacées, l'ovule est ténuinucellé, unitégumenté. Le sac embryonnaire est entouré par un tapis ou assise épithéliale. L'archéspore primaire se transforme directement en cellule-mère du sac embryonnaire. Le sac est du type normal. L'albumen est cellulaire avec des formations haustoriales micropylaires et chalaziennes (Jørgensen 1923/1926, Samuelsson 1913) — L'embryon se développe conformément au type du *Capsella Bursa-pastoris* (R. Souèges 1952). Il est évident que les Callitrichacées ne présentent aucune ressemblance avec les Euphorbiacées, sauf en ce qui concerne leurs caractères embryonomiques puisque le type du *Capsella* se rattache directement au type fondamental du *Myosurus minimus*.

D'après ce qui précède, il apparaît que nous sommes quelque peu renseignés sur l'origine, le développement et la structure du sac embryonnaire des Tricoques, également sur la nature de leur albumen, mais que nous ne possédons par contre que très peu de données sur leur embryogénie.

Ce que nous savons des variations dans la formation du sac embryonnaire des Euphorbiacées est difficile à utiliser comme critère applicable à la phylogénie des genres, puisque ces variations s'observent déjà chez des espèces appartenant à un même genre.

Les albumens des Euphorbiacées ne présentent pas entre eux de différences assez marquées pour que les résultats de leur étude puissent servir à la classification des Euphorbiacées. Par contre, il est intéressant de les comparer à ceux des familles réputées voisines où ils sont cellulaires et pourvus même parfois d'haustoriums. C'est l'embryogénie qui, en définitive, devrait donner les renseignements les plus sûrs pour nous fixer sur l'homogénéité ou l'hétérogénéité des Euphorbiacées, sur le degré de parenté qu'elles présentent avec certaines autres familles.

Telles sont les raisons pour lesquelles Monsieur le Professeur P. Crété m'a confié l'étude embryogénique des Tricoques. Nous avons dû limiter nos recherches aux Euphorbiacées et aux Buxacées, n'ayant pas pu nous procurer d'échantillons de Dichapétalacées, ni de Daphniphyllacées. Quant aux Callitrichacées, leur histoire embryologique est trop bien connue dans son ensemble pour qu'il soit utile de reprendre à ce sujet de nouvelles investigations.

Les échantillons que nous avons utilisés nous ont été fournis surtout par le Jardin botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris. Nous remercions le jardinier-chef, Monsieur Verger, qui a cultivé pour notre compte, quelques espèces du genre *Euphorbia* qui ne font pas partie de la collection habituelle du Jardin. Nous tenons à exprimer à Monsieur le Professeur Emberger, qui nous a fait parvenir de Montpellier des ovaires et des fruits de *Buxus sempervirens*, notre très vive et respectueuse gratitude.

II

EMBRYOGÉNIE DES TRICOQUES

Le développement de l'embryon chez les Euphorbiacées

Les Euphorbiacées sont divisées en Platylobées et Sténolobées. Seule l'embryogénie des Platylobées ou Euphorbiacées à cotylédons plus larges que la radicule a été étudiée tant par nous-même que par les botanistes qui nous ont précédé. Les Platylobées sont, à leur tour, divisées en Phyllanthoïdées et en Crotonoïdées. Nous exposerons successivement les connaissances acquises pour ces deux familles en suivant l'ordre des tribus et des sous-tribus proposé par F. Pax et K. Hoffmann (1931).

SOUS-FAMILLE DES PHYLLANTHOIDEES

Les Phyllanthoïdées sont caractérisées par la présence de deux ovules dans chaque loge de l'ovaire et secondairement par l'absence de laticifères et de tissu criblé périmédullaire. Elles sont divisées en deux tribus, les Phyllanthées qui ont des fleurs mâles à sépales imbriqués, et les Bridéliées dont les fleurs mâles ont des sépales valvaires. Seule nous est connue l'embryologie de deux *Phyllanthus*, représentants de la sous-tribu des Phyllanthinées.

TRIBU DES PHYLLANTHÉES

SOUS-TRIBU DES PHYLLANTHINÉES

Embryogénie du *Phyllanthus Niruri* L.

L'embryogénie du *P. Niruri* a été étudiée par R. P. Singh, 1956, Il fournit d'excellentes figures de formes embryonnaires jeunes, mais nous pouvons difficilement accepter l'interprétation qu'en donne l'auteur. Tout ce qui reste sûr de sa démonstration, c'est que la tétrade est linéaire, tandis que toutes les autres Euphorbiacées, comme nous le verrons plus loin, procèdent de tétrades en A1 ou en A2.

Embryogénie du *Phyllanthus grandifolius* L. (Planche I)

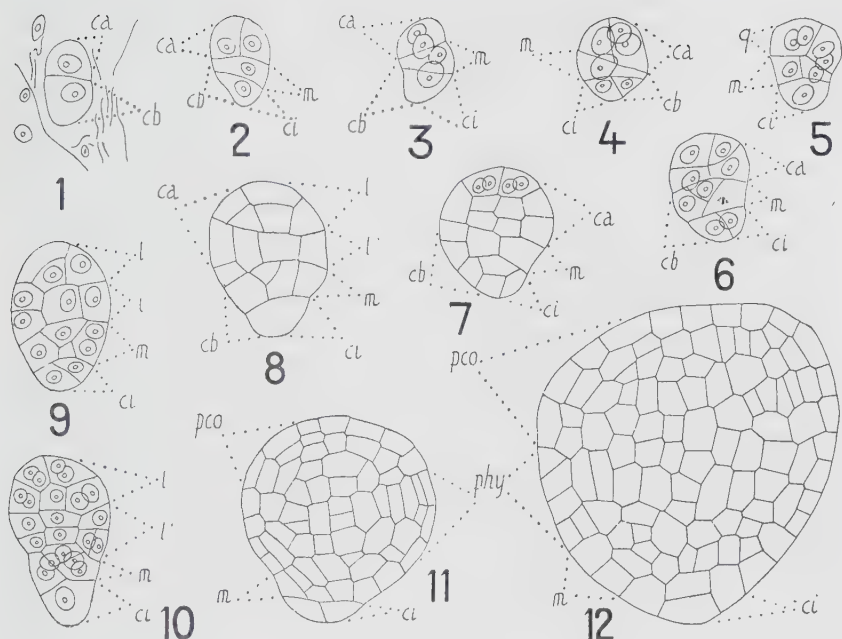


Planche I — Fig. 1 à 12

Phyllanthus grandifolius L. (G. x 350)

Afin de vérifier les données que R. Singh (1956) nous a fournies sur les *Phyllanthus*, et n'ayant pas pu malheureusement nous procurer des échantillons de la même espèce, le *P. Niruri*, nous nous sommes adressé au *Phyllanthus grandifolius* qui fructifie remarquablement dans les serres du Jardin botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris (Dang Van Liem, 1961).

A l'embryon bicellulaire (fig. 1) fait suite, à la seconde génération, une tétrade en A2 (fig. 2 et 3). Dans les figures 4 et 5 on assiste à la division de l'étage *ca*, c'est-à-dire au début de la formation des quadrants. Les octants résultent de la division transversale des quadrants (fig. 6). A ce stade, qui correspond à la troisième génération, *cb* n'a produit que cinq cellules grou-

pées dans les étages *m* et *ci*. Les octants supérieurs fournissent la partie cotylée, les octants inférieurs, la partie hypocotylée. Il n'a pas été possible d'établir de règle dans leur mode de cloisonnement (fig. 7, 8, 9 et 10). L'étage *m* à l'aide de cloisons obliques, donne les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, *iec* (fig. 11). La portion médiane de la coiffe est fournie par les autres cellules qui proviennent de *m*. L'étage *ci* donne un suspenseur si rudimentaire qu'il n'est pratiquement plus identifiable aux stades âgés (fig. 12). Peut-être, dans certains cas, au-dessous de l'assise calyptrogène, *ci* participe-t-il à la formation de la partie inférieure de la coiffe.

Le *Phyllanthus grandifolius* se rattache ainsi au type embryonomique du *Myosurus minimus* défini par les formules :

$$cb = iec + co + s ;$$

$$ca = pvt + pco + phy + icc.$$

Son développement embryonnaire est identique à celui de l'*Euphorbia exigua* (R. Souèges, 1925-1926).

Conclusions générales sur les Phyllanthinées :

Il existerait des rapports étroits entre l'embryogénie de certaines Phyllanthoïdées et celle d'Euphorbiacées appartenant à d'autres sous-familles. Cependant, au sein même du genre *Phyllanthus*, il semble bien que les embryons de certaines espèces procèdent de tétrades en C2 et non pas en A1 et A2. Cette différence, à notre avis, n'intervient probablement pas dans les destinées de la cellule basale du proembryon bicellulaire. Elle serait, par suite, assez faible et s'expliquerait par l'étendue du genre qui groupe près de 500 espèces, réparties en de nombreuses sections : le *Phyllanthus grandifolius*, appartient à la section *Asperandra* (Klotzsch), le *Phyllanthus Niruri*, à la section *Euphyllanthus* (Griseb.).

SOUS-FAMILLE DES CROTONOIDEES

Les Crotonoïdées sont caractérisées par leurs loges ovariennes uniovulées. Le plus souvent, les Crotonoïdées possèdent du liber pérимédullaire ou des laticifères articulés ou non.

La sous-famille est divisée en douze tribus, les Crotonées, Chrozophorées, Joannésiées, Acalyphées, Pachystromatées, Daléchampiées, Pérées, Cluytiées, Manihotées, Géloniées, Hippomaniées et Euphorbiées, chacune de ces tribus comprenant généralement un nombre plus ou moins élevé de sous-tribus. Les données antérieures sur l'embryogénie des Crotonoïdées portaient sur les Chrozophorées, sur les Acalyphinées qui sont l'une des sous-tribus des Acalyphées et sur les Euphorbiées. Nous y avons ajouté des observations sur deux autres sous-tribus des Acalyphées, les Mercurialinées et les Ricininées, ainsi que sur la tribu des Manihotées. De plus, nous avons étudié le développement de l'embryon chez quelques espèces des *Euphorbia*, car le genre en comprend un si grand nombre que nous pouvions nous demander s'il présentait une embryogénie homogène.

TRIBU DES CHROZOPHORÉES

Les Chrozophorées appartiennent aux Crotonoïdées dépourvues de cyathium. Elles se distinguent des Crotonées par leurs filets dressés dans le bouton floral et la présence d'un rudiment d'ovaire dans les fleurs mâles, des Joannésiées, par leurs feuilles entières, et des autres Crotonoïdées, par leurs fleurs

mâles apétales. Les *Chrozophorées*, groupent les sous-tribus des Régulières, des Irrégulières et des Garciinées. R. N. Kapil (1956) étudie quelques stades du développement de l'embryon chez une Régulière, le *Chrozophora obliqua* A. Juss.

Embryogénie du *Chrozophora obliqua* A. Juss.

Les observations de R. N. Kapil (1956) sur le *Chrozophora obliqua* sont accompagnées d'un nombre infime de figures correspondant aux quatre premières générations. Le seul dessin détaillé, postérieur à la formation des octants ne permet pas de se faire la moindre idée des régions correspondant aux parties cotylée, hypocotylée et hypophysaire. L'oospore se divise transversalement. C'était déjà le cas pour une autre espèce, le *C. Rotleri* (Srivastava et Agarwal, 1953). La tétrade est certainement parfois en A2 mais elle pourrait être aussi en A1. Les quadrants se forment par cloisonnement vertical des cellules-filles de la cellule apicale, puis ils se divisent transversalement en deux étages d'octants. Les divisions, au niveau de *cb*, sont actives et le volume occupé par *cb* est plus grand, à la troisième génération, que celui qu'occupent les octants. Comme le suspenseur est finalement assez peu volumineux dans les embryons un peu plus âgés, on peut se demander si *cb* ne fournit pas la partie hypocotylée, les initiales de l'écorce de la racine, la coiffe et le suspenseur, les cellules-filles de *ca*, ne donnant que la partie cotylée. Dans ce cas, les *Chrozophora* se rapporteraient à l'archétype du *Senecio vulgaris*. Il n'est pas impossible cependant, que la cellule apicale donne à la fois, la partie cotylée et la partie hypocotylée : les *Chrozophora* se rattacheraient alors à la famille embryogénique du *Myosurus minimus*. A juste raison, R. N. Kapil ne se prononce pas à ce sujet. Ainsi, malgré une excellente description des premiers stades, il nous est impossible de décider à quel groupe embryonomique se rattachent les *Chrozophora*.

TRIBU DES ACALYPHÉES

Les Acalyphées sont caractérisées par leur inflorescence partielle dépourvue d'involucre et ne formant pas un cyathium, leurs filets staminaux généralement dressés dans le bouton floral, les fleurs mâles apétales, à calice valvaire. On y distingue les sous-tribus des Mercurialinées, des Acalyphinées, des Plukentiinées, des Epiprininées et des Ricininées.

SOUS-TRIBU DES MERCURIALINÉES

Les Mercurialinées ont des filets staminaux non ramifiés, libres ou seulement un peu concrescents à la base ; les fleurs femelles, comme les fleurs mâles, sont dépourvues de corolle et leurs styles sont libres ou alors faiblement concrescents. Les anthères sont sphériques ou allongées. La sous-tribu groupe de nombreux genres répartis en plusieurs séries. Des données embryologiques existent sur les *Mallotus* (T. Thathachar, 1953). Elles ne nous apportent aucune contribution à la connaissance du développement de l'embryon chez les Mercurialinées.

Nous nous sommes adressé tout d'abord au *Mercurialis perennis* L. sur lequel nous avons établi les lois du développement (Dang Van Liem, 1950 *b*) puis nous avons vérifié les résultats surprenants que nous avons obtenus en examinant des échantillons d'une seconde espèce, le *Mercurialis annua* L.

Embryogénie du *Mercurialis perennis* L. (Planche II)

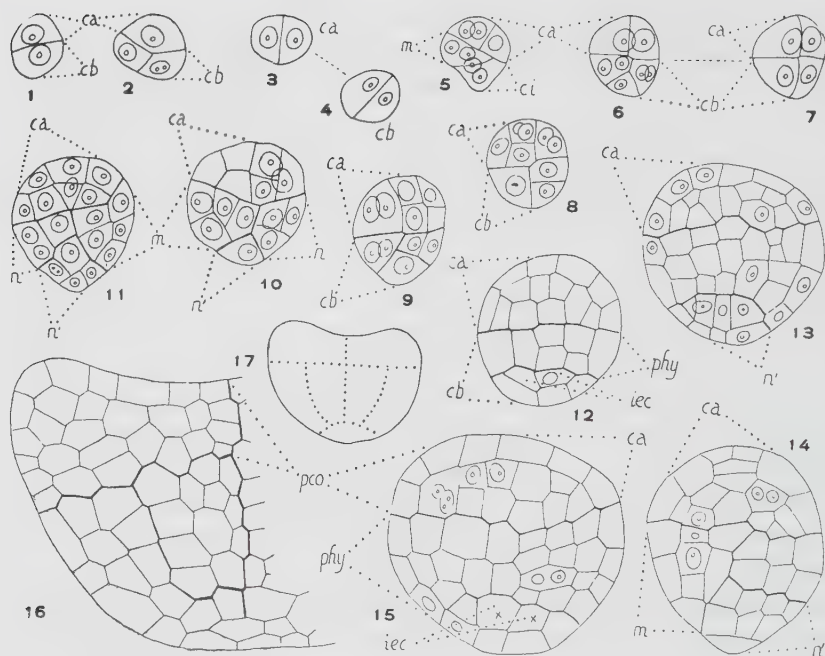


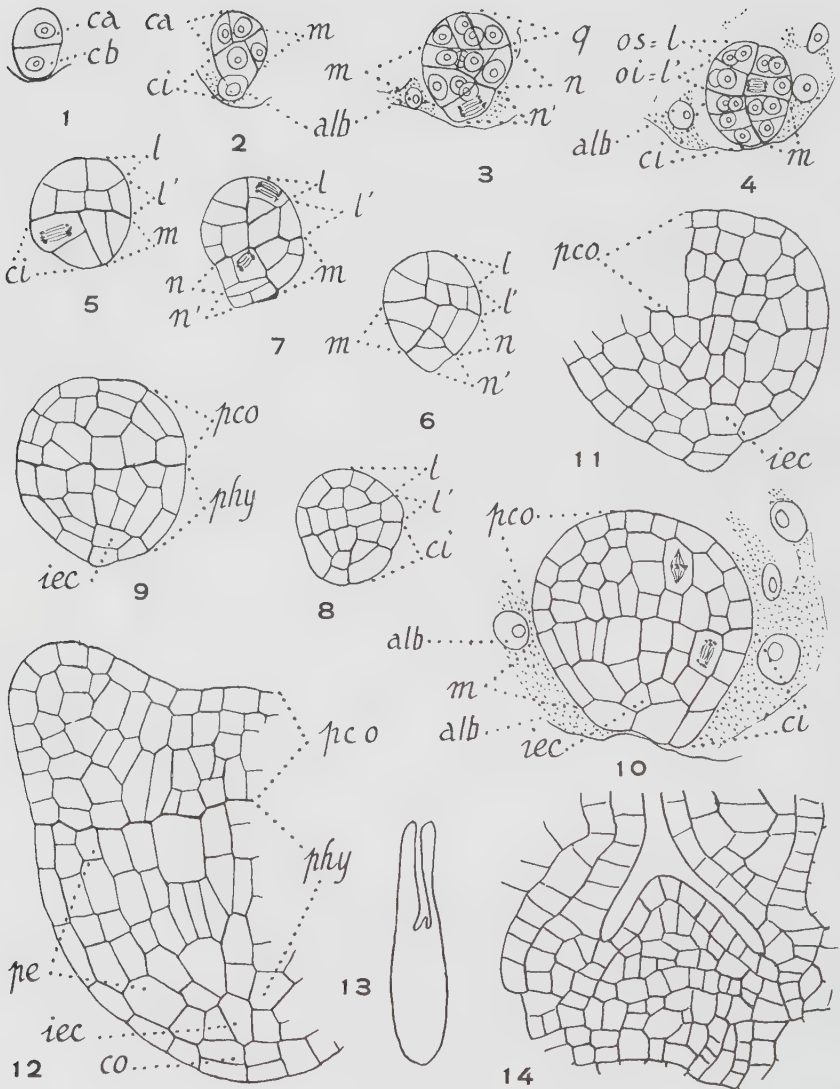
Planche II — Fig. 1 à 17
Mercurialis perennis L. (G. $\times 340$; $\times 185$ en 17)

La tétrade du *Mercurialis perennis* se rattache à la catégorie A1, c'est-à-dire que *ca* prend une cloison verticale, *cb* une cloison verticale ou légèrement oblique (fig. 2,5). Au stade suivant, il se différencie quatre quadrants par cloisonnement vertical des deux cellules de l'étage *ca*. En *cb* l'une des cellules, l'élément *m* se divise verticalement, l'autre, qui occupe la base de l'embryon, se segmente en deux cellules superposées *n* et *n'*. Les quadrants, à l'aide de parois verticales, donnent huit cellules situées sur un même plan horizontal au lieu de se diviser en octants superposés (fig. 8, 9). Parallèlement, le nombre de cellules augmente en *cb*, sans modifier la répartition des étages fondamentaux. En définitive, l'étage supérieur *q*, qui provient

de *ca* fournit la partie cotylée *sensu lato*. A partir des segments *m* et *n*, s'édifie la partie hypocotylée. Dans le segment *n'*, il se différencie à la partie supérieure et autour de l'axe, un groupe de cellules qui représenteraient les initiales de l'écorce au sommet radiculaire. Les autres éléments, situés à la périphérie de *n'*, sont à l'origine de la coiffe. Il n'y a pas de suspenseur chez la *Mercuriale* vivace.

L'embryon du *Mercurialis perennis* se rattache, dans la première période de la classification embryogénique, au mégarchétype II et au premier groupe. Il se range dans la famille embryogénique du *Senecio vulgaris*, mais au titre de variante, sa tétrade étant en A1 et non en A2. Dès maintenant, on peut établir que les Euphorbiacées ne sont pas une famille embryogéniquement homogène, puisque chez l'*Euphoria exigua* (R. Souèges, 1924-1926), la tétrade est en A2 et le développement de l'embryon conforme à celui du *Myosurus minimus* L.

Embryogénie du *Mercurialis annua* L. (Planche III)



Nos recherches sur le *Mercurialis annua* nous ont donné des résultats identiques à ceux que nous avons obtenus avec l'espèce précédente. Nous avons retrouvé le proembryon à paroi transversale (fig. 1) et la tétrade de la catégorie A1 (fig. 2). Nous avons eu l'occasion d'observer le stade des quadrants dans la figure 3 et, en 4, les octants apparaissent nettement répartis en deux étages de quatre : ils proviennent, selon toute probabilité, de la division transversale des quadrants et ce mode de division est confirmé par l'aspect de ces octants ou des cellules qui en sont issues dans les fig. 6 à 8. Les octants supérieurs fournissent peu d'éléments ; on peut les considérer en définitive comme une épiphyse (fig. 9) tandis que les cellules provenant, à l'extérieur, des octants inférieurs assurent l'édification des colylédons, au moins dans leur majeure partie. Ainsi, comme chez le *Mercurialis perennis*, toute la partie hypocotylée provient de la cellule apicale, *cb*, du proembryon bicellulaire. Le segment *m*, prend une cloison verticale (fig. 5) péricleine (fig. 7) ou transverse (fig. 4 et 6). Il donne une moitié longitudinale de la partie hypocotylée. Le segment *ci* se divise toujours transversalement. Le segment *n*, qui est situé sur le même plan que le segment *m*, donne la seconde moitié de l'hypocotyle ; le segment *n'* qui occupe la base du proembryon et qui peut prendre d'emblée une paroi péricleine (fig. 6 et 8) ou tout d'abord transverse (fig. 4 et 7) donne très probablement les initiales de l'écorce au sommet de la racine et le primordium de la coiffe. Il n'y a pas plus de suspenseur chez la *Mercuriale* annuelle que chez la *Mercuriale* vivace.

Conclusions générales sur les Mercurialinées

Si les *Mercuriales* diffèrent totalement des *Euphorbes* par le développement de leur embryon, si ce développement nous apparaît relativement compliqué comme c'est le cas chaque fois qu'intervient une tétrade à cloisonnement vertical en *cb*, il reste cependant que ce groupe serait très homogène, les différences entre les formes embryonnaires des deux *Mercuriales* portant

sur de simples détails n'ayant aucune conséquence importante dans la destinée des blastomères.

C'est ainsi que les octants sont probablement séparés habituellement par des parois verticales chez le *M. perennis* et groupés en deux étages de quatre chez le *Mercurialis annua* ou que le nombre d'étages des initiales de la tige épicotylée serait, au moins dans les stades relativement jeunes, moins grand chez la *Mercuriale* vivace que dans l'autre espèce.

Il est surtout important de vérifier maintenant, sur des genres appartenant à d'autre tribus, si les Acalyphées, auxquelles se rattachent les Mercurialinées, entrent toutes dans la famille embryogénique du *Senecio*, si certains ne se rattachent pas au type du *Myosurus* comme les Euphorbes ou, éventuellement, à d'autres types embryonomiques.

SOUS-TRIBU DES ACALYPHINÉES

Les Acalyphinées sont caractérisées par leurs anthères largement cylindriques, très souvent courbées. Elles groupent les *Acalypha* et les *Acalyphopsis*. Des indications nombreuses, parfois contradictoires, ont été données sur le premier genre. Nous résumons ici les principaux renseignements fournis sur le développement de l'embryon chez les *Acalypha*.

Embryogénie des Acalypha :

Le premier, M. Landes (1946) s'intéresse à l'embryon des *Acalypha* : il signale la présence chez l'*A. rhomboidea* d'un suspenseur formé de quatre cellules volumineuses. Puis, c'est T. Thathachar (1952) qui décrit quelques stades de l'embryogenèse de l'*Acalypha lanceolata* Willd. En particulier, le zygote prend tout d'abord une paroi transversale qui sépare l'initiale du suspenseur de l'initiale de l'embryon proprement dit. L'initiale du suspenseur est grande ; son contour est irrégulier. Elle donne naissance à une masse conique de cellules présentant des diverticules dans lesquels se localisent les noyaux. A partir de la

cellule apicale ou « cellule embryonnaire », il se forme des quadrants, puis deux étages d'octants dans lesquels s'identifie le dermatogène. En définitive, Thathachar conclut que toutes les régions de l'embryon proviennent de la cellule apicale. Les explications sont, à vrai dire, plus claires que ne le sont les figures. Il paraît évident que, seules, les formes à deux et quatre cellules, ainsi que le stade des octants correspondent à des coupes axiales. Les fig. 24 et 25 qui font assister à l'identification du dermatogène représentent presque sûrement des embryons en coupe plus ou moins oblique. En tout cas, les observations faites par Thathachar sont trop peu nombreuses pour qu'il soit possible d'admettre ses conclusions sans réserve.

Après Thathachar, c'est B. M. Johri et R. N. Kapil (1953) qui s'adressent à leur tour à un *Acalypha*, l'*A. indica* L. Souvent, dans cette espèce, la tétrade est de la catégorie A2, mais elle est aussi parfois de la catégorie A1. Comme dans certains cas, la cellule *m* superposée à *ci* n'existe pas, ils concluent que, lorsqu'elle existe, elle n'intervient pas dans la formation d'une hypophyse. Les initiales de l'écorce de la racine et le primordium de la coiffe seraient produits par la cellule *ca*. Mais, après avoir consulté les figures et le texte qui les accompagne, nous devons avouer qu'on ne devine rien du processus de leur identification. En tout cas, ils concluent à un développement du type des Crucifères ou type *Onagrad* de Johansen (1950). En réalité, nous pensons que cette conclusion, surprenante après ce qui vient d'être dit plus haut de l'hypophyse, est juste, en ce que le segment *m*, dans les tétrades en A1, l'étage *m*, dans les tétrades en A2, semblent bien, en réalité, être plus ou moins tardivement à l'origine de l'hypophyse. En dehors de l'origine douteuse des initiales de la racine, il est certain que les octants supérieurs fournissent la partie cotylée, les octants inférieurs, la partie hypocotylée.

Les dernières observations sur les *Acalypha* sont dues à R. N. Kapil (1960) qui s'est adressé à l'*A. brachystachya* Hornem. Elles sont beaucoup plus précises que les précédentes étant accompagnées d'un grand nombre de figures qui sont toutes faciles à interpréter. Incontestablement l'*A. brachystachya* fait partie de la famille embryogénique du *Myosurus minimus*. La tétrade est

toujours de la catégorie A2, les quadrants situés sur un même plan horizontal prennent ordinairement des parois transversales et fournissent deux étages superposés d'octants. Les octants supérieurs donnent la partie cotylée, les octants inférieurs la partie hypocotylée. La cellule *m*, se divise presque toujours verticalement ou obliquement et beaucoup plus rarement, transversalement. Elle fournit les initiales de l'écorce de la racine et le primordium de la coiffe. La cellule inférieure, *ci*, de la tétrade donne un suspenseur formé de quelques grosses cellules vésiculeuses.

Conclusions générales sur les Acalyphinées :

Contrairement aux Mercuriales qui se rapportent, dans la même tribu des Acalyphées, au type *Senecio*, certains *Acalypha* appartiennent incontestablement à la même famille embryogénique que l'*Euphorbia exigua*.

SOUS-TRIBU DES RICININÉES

Les Ricininées sont caractérisées par leurs étamines très nombreuses, l'absence de disque dans les fleurs des deux sexes, l'absence d'un rudiment d'ovaire dans les fleurs mâles. Leur ovaire est triloculaire et leurs styles sont presque libres. La sous-tribu ne comprend que les trois genres *Homoneia*, *Lasiococca* et *Ricinus*. Il existe seulement des données embryologiques sur le *Ricinus communis* L. (R. P. Singh, 1954). Essentiellement, elles portent sur la structure du tégument séminal, l'origine de la caroncule et le développement de l'albumen. R. P. Singh nous dit que la première division de l'œuf est transversale et que, par divisions répétées, l'embryon acquiert rapidement une forme sphérique. La différenciation des cotylédons, de la plumule et de la radicule précède de beaucoup le stade où l'albumen devient cellulaire. Il ne nous apprend absolument rien sur la succession des cloisonnements grâce auxquels sont édifiées en définitive les parties fondamentales de l'embryon. Il nous a été possible de suivre

L'oosphère se divise transversalement (fig. 1) puis la cellule apicale *ca* et la cellule basale *cb* prennent toutes deux une cloison sensiblement verticale : la tétrade appartient à la catégorie A1 (fig. 2).

Les cellules provenant de *ca* se divisent ensuite longitudinalement, donnant quatre quadrants *q* juxtaposés (fig. 4). Des cloisons anticlines verticales peuvent séparer ensuite huit cellules juxtaposées, homologues des octants : cette disposition se reconnaît encore très bien dans les fig. 7, 8 à gauche et 9.

Il arrive aussi que les cloisons soient transversales, séparant deux étages superposés de quatre octants : c'est d'une telle forme que provient assurément l'embryon figuré en 5. Quel que soit le mode initial de cloisonnement des quadrants, l'étage *q* est appelé à donner la partie cotylée *sensu lato*, c'est-à-dire les deux cotylédons et le point végétatif de la tige épicotylée.

Les cellules *m* et *ci* provenant de *cb* se divisent plus rapidement que celles qui sont issues de *ca*. Le segment *ci* occupant la partie inférieure de l'embryon prend le premier une paroi qui est transversale et le segment inférieur *n'* devient rapidement bicellulaire (fig. 3 et 4). Dans le segment supérieur *n*, la première cloison est généralement dirigée verticalement alors qu'elle est plus souvent transversale dans le segment *m*. Il est certain que la partie hypocotylée est fournie pour une moitié par le segment *n* et pour l'autre moitié, par le segment *m*. Les initiales de l'écorce au sommet radiculaire sont placées très près de la base de l'embryon si bien que l'on peut admettre qu'elles proviennent de l'étage *n'* et, probablement de la partie supérieure de cet étage, tandis que le primordium de la coiffe est fourni par la partie inférieure de *n'* et peut-être certaines cellules du segment *m* (fig. 13 à 15).

Par la forme de sa tétrade et les destinées de son étage *cb*, le *Ricinus communis* L. entre dans la famille embryogénique du *Senecio vulgaris*. Seulement il se rapporte non pas à l'archétype, mais à une forme plus ancienne, que R. Souèges (1961 *a*) appelle un Proarchétype. Il présente, à ce point de vue, les parentés les plus étroites avec les *Mercurialis* dont on a vu qu'ils avaient un type embryonomique absolument comparable.

TRIBU DES MANIHOTÉES

Chez les Manihotées, les fleurs mâles sont apétales, mais leur calice est grand, pétaloïde, gamophylle. Les feuilles sont le plus souvent profondément divisées. La tribu est réduite au seul genre *Manihot*, qui comprend de très nombreuses espèces.

Embryogénie du *Manihot carthaginensis* (Jacq.) Müll. Arg.
(Planche V).

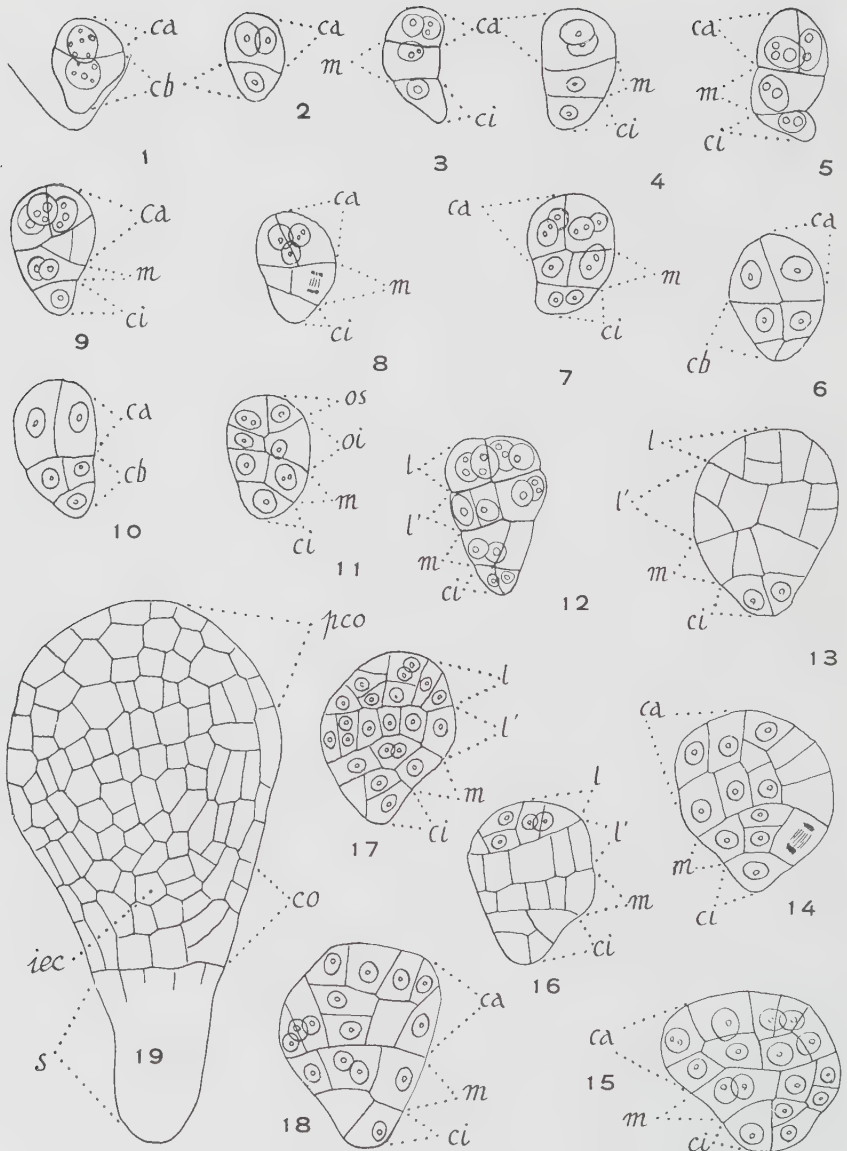


Planche V — Fig. 1 à 19
Manihot carthaginensis (Jacq.) Müll. Arg. (G 340)

Le *M. carthaginensis*, qui appartient à la sous-section *Carthaginenses* Pax de la section *Heterophyllæ* Pax, nous a fourni le matériel de notre étude. Les recherches sont difficiles parce que l'embryon reste au stade bicellulaire, puis quadricellulaire, tandis que la graine augmente considérablement de volume et prend un albumen nucléaire abondant. L'observation est également compliquée du fait que les noyaux de l'embryon sont, aux premiers stades du développement, volumineux, qu'ils renferment plusieurs nucléoles et qu'un même noyau figure souvent sur deux coupes successives : il est parfois difficile d'établir quel est exactement le nombre de cellules au niveau de chaque étage.

L'embryon bicellulaire est formé de deux cellules superposées *ca* et *cb*, d'un volume sensiblement égal (fig. 1). Ensuite c'est la cellule apicale qui se divise tout d'abord : elle prend une paroi verticale (fig. 2) puis la cellule basale se divise à l'aide d'une paroi transversale en deux éléments d'abord sensiblement égaux (fig. 3 et 4), mais, rapidement, la cellule intermédiaire *m*, s'agrandit (fig. 5). En 8, trois cellules proviennent déjà de *ca* ; elles sont placées sur un même plan horizontal. Finalement un étage de quadrants est obtenu (fig. 7). Cependant, dans certains cas (fig. 9), les divisions en *ca* seraient moins régulières.

Les octants sont habituellement disposés en deux étages quadricellulaires (fig. 11, où seuls ont été représentés quatre noyaux, fig. 12). Ensuite les divisions dans les octants sont irrégulières, mais il apparaît nettement que les octants supérieurs fournissent la partie cotylée *sensu lato* et les octants inférieurs, la partie hypocotylée. Des divisions se produisent dans les cellules-filles de *cb*, nombreuses en *m*, beaucoup plus rares en *ci*. C'est à partir de ces étages et surtout de *m* que sont produits la coiffe volumineuse et le suspenseur tardivement allongé qui sont figurés en 19. Les initiales de l'écorce au sommet radiculaire proviennent évidemment de l'étage *m*. Le *M. carthaginensis* se rattache au type du *Myosurus minimus* par les destinées de sa cellule basale. Il se rapproche ainsi tout particulièrement de l'*Euphorbia exigua*. Il diffère, par la forme constante de sa tétrade, des représentants des Acalyphées et parmi celles-là, plus

spécialement par ses destinées, des Mercurialinées et des Ricinées.

TRIBU DES EUPHORBIÉES

Les Euphorbiées se distinguent de toutes les autres Euphorbiacées par une inflorescence partielle en forme de cyathium et les fleurs mâles unistaminées. Généralement les cyathiums groupent des fleurs des deux sexes. La tribu comprend un premier groupe avec les *Anthostema* et les *Dichostema*, caractérisé par des fleurs mâles munies d'un calice et un second groupe avec les *Diplocyathium*, les *Euphorbia*, les *Calycopeplus*, les *Elæophorbia*, les *Synadenium*, les *Monadenium*, les *Stenadenium* et les *Pedilanthus*, caractérisé par des fleurs mâles apérianthées. Le genre *Euphorbia*, à lui seul, pourrait, par ses 1.600 espèces, constituer une famille si bien que F. Pax et K. Hoffmann (1931) admettent sa subdivision en neuf sections, dont certaines comprennent elles-mêmes de nombreuses sous-sections, par exemple onze pour la section *Adenopetalum*, douze pour la section *Tithymalus*.

C'est à propos des *Euphorbia* qu'a été réalisée la seule étude vraiment complète d'un développement embryonnaire chez les Euphorbiacées antérieurement à nos recherches : il s'agit de l'embryogénie de l'*E. exigua* (R. Souèges 1924; 1925).

Nous nous sommes efforcé de vérifier à quelles lois répondait le développement de l'embryon chez quatre nouvelles espèces, l'*E. geniculata* L., l'*Euphorbia palustris* L., l'*E. helioscopia* L., et l'*Euphorbia Myrsinites* L.

Embryogénie de l'*Euphorbia geniculata* Ortega (Planche VI)

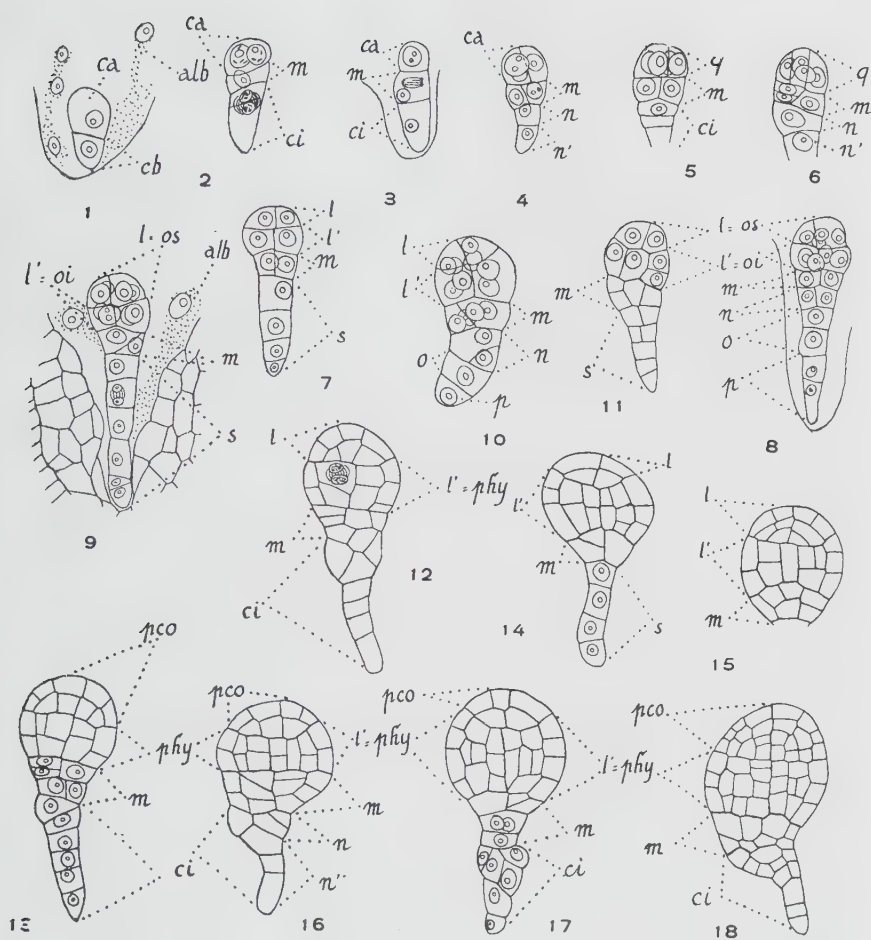


Planche VI — Fig. 1 à 18

Euphorbia geniculata Ortega (G = 340)

L'*E. geniculata* est rangé par F. Pax (1896) dans la section *Poinsettia*.

Chez l'*E. geniculata*, l'oospore est logée dans une partie rétrécie du sac embryonnaire modelée par le nucelle dont les

cellules, à ce niveau, continuent même à s'allonger lors des premiers stades de la séminogénèse. Le fait est d'un intérêt considérable pour expliquer les formes proembryonnaires très particulières à cette espèce.

L'embryon bicellulaire présente une cellule apicale, *ca*, et une cellule basale, *cb*. (fig. 1). On observe des tétrades de la catégorie A2, mais, souvent à ce stade déjà, la loi des nombres n'est plus respectée. Une certaine tendance à l'accélération des divisions se constate au niveau de *ci* (fig. 2) ou de *m* (fig. 3) : d'une façon générale, les deux cellules provenant de *cb*, s'allongent en effet rapidement entraînant, dans la grande cavité du sac embryonnaire, la cellule apicale qui trouve seulement alors l'espace nécessaire à son développement. De son côté, la cellule *m*, quand elle atteint la partie élargie du sac, peut prendre parfois précocement des cloisonnements longitudinaux (fig. 3). Les quadrants sont obtenus par bipartition verticale des cellules-filles de *ca* (fig. 4 et 5). Il est possible que, dans certains cas, les quadrants soient disposés par deux, en deux étages superposés (fig. 7). Les octants, sont toujours répartis en deux étages quadricellulaires. Très souvent, la loi des nombres est à nouveau vérifiée à ce stade en raison de l'accélération des divisions au niveau des cellules provenant de *cb* (fig. 8 et 9 où *m* ne comprend encore que deux cellules et fig. 10 où la répartition des cellules correspond à la théorie). D'une façon très générale, les premiers cloisonnements dans les octants supérieurs séparent le dermatogène, puis des cloisons verticales isolent latéralement, dans les cellules circumaxiales, placées sous le dermatogène, les cellules-mères des cotylédons (fig. 12 à gauche et 18). Plus tard (fig. 18) le point végétatif de la tige épicotylée est formé de plusieurs tétrades superposées de cellules circumaxiales. Au niveau des octants inférieurs, le dermatogène s'identifie tout d'abord. Parfois, les cellules circumaxiales prennent des parois transversales (fig. 13), mais dans d'autres cas, il apparaît que certaines des premières cloisons étaient verticales à ce niveau (fig. 15 à gauche, fig. 16 à droite). Les divisions ultérieures sont d'ailleurs assez irrégulières et, en 18 par exemple, il n'est pas possible de définir encore les limites du périblème et du plerome. L'étage *m* dont nous avons dit qu'il prenait rapi-

dement une cloison verticale se divise abondamment à l'aide de parois diversement orientées. Les aspects obtenus sont très variables et, s'il n'est pas douteux que cet étage est hypophysaire, fournissant à la fois les initiales de l'écorce de la racine et le primordium de la coiffe, il n'est pas encore organisé définitivement dans les stades les plus âgés que nous avons pu observer. Dans les premières cellules sous-jacentes, à *m*, des divisions répétées, verticales, transversales ou obliques, peuvent également se produire et souvent provoquent un boursofflement du suspenseur (fig. 12, 13, 16, 17, 18). Les cellules-filles les plus inférieures de *ci* donnent un suspenseur filamenteux.

L'*E. geniculata* trouve place dans la famille embryogénique du *Myosurus minimus*.

Embryogénie de l'*Euphorbia palustris* L. (Planche VII)

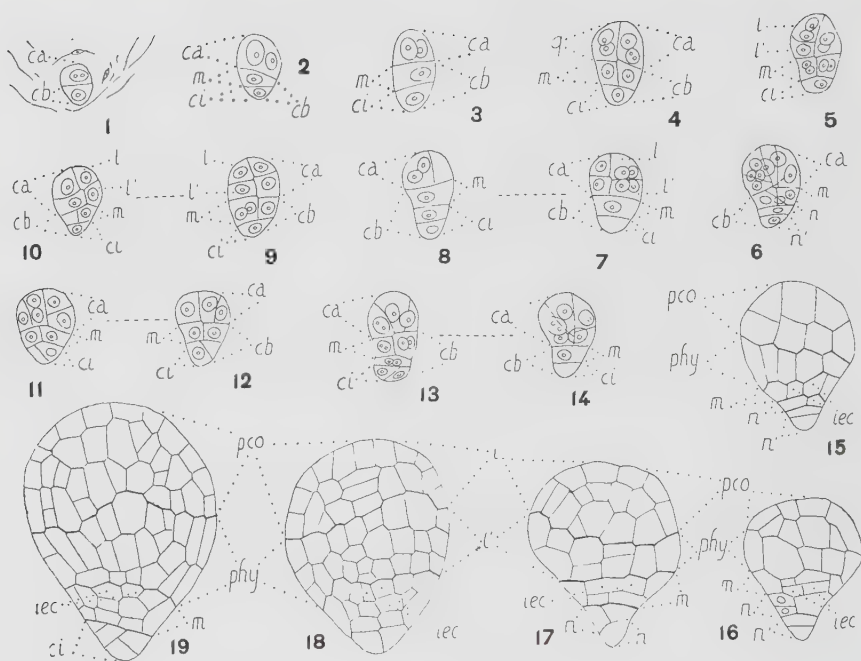


Planche VII — Fig. 1 à 19
Euphorbia palustris L. (G = 340)

L'E. palustris appartient à la sous-section *Galarrhaei* Boiss. de la section IX *Tithymalus* (Hall.) Boiss.

L'embryon bicellulaire (fig. 1) donne naissance à une tétrade de la catégorie A2 (fig. 2 et 3). A la troisième génération, le proembryon comprend sept cellules disposées en trois étages, la cellule inférieure *ci*, de la tétrade ne s'étant pas encore divisée (fig. 4). A la quatrième génération, les quadrants peuvent prendre des parois transversales et donner huit octants répartis en deux étages (fig. 9 et 10 qui correspondent à deux coupes successives d'un même embryon). Mais, très souvent, certains quadrants se cloisonnent à l'aide de parois anticlines plus ou moins obliques (fig. 5 et 6) ou verticales (fig. 6, 8 et 11 à 14). Pendant ce

temps, l'étage *m* se sépare en quatre cellules circumaxiales, tandis que *ci* prend une paroi, soit transversale (fig. 6 et 8) ou, plus souvent, verticale (fig. 9, 10, 11, 12, 13).

Aux stades immédiatement ultérieurs le proembryon augmente rapidement de volume ; il est souvent malaisé de définir les limites entre l'épicotyle et l'hypocotyle (fig. 15 à 19). L'établissement de parois transversales dans les cellules-filles des quadrants, quand ces cellules se sont d'abord séparées par des parois verticales, permet cependant d'identifier assez rapidement les deux régions fondamentales du proembryon.

Toujours en raison des anomalies survenues dans le cloisonnement initial des quadrants, l'individualisation des histogènes est également retardée. En particulier, les premiers éléments du dermatogène pourraient ne pas s'identifier toujours aux premières cellules placées à l'extérieur des éléments situés autour de l'axe, mais pourraient provenir de leur division longitudinale.

Au niveau de *m*, les quatre cellules circumaxiales, en se segmentant verticalement, séparent quatre éléments circumaxiaux et quatre cellules périphériques (fig. 15). Les éléments circumaxiaux se divisent à leur tour transversalement en donnant, vers le haut, quatre initiales de l'écorce radiculaire et, vers le bas, quatre éléments primordiaux de la coiffe (fig. 16).

Les cellules qui proviennent de *ci* sont à l'origine d'un suspenseur peu développé, particulièrement court quand la première segmentation de *ci* a été verticale.

L'Euphorbia palustris se rattache, comme l'*E. geniculata*, au type fondamental du *Myosurus minimus* (Dang Van Liem, 1959 b). Il se distingue de l'autre Euphorbe par une division fréquemment verticale des quadrants entraînant une différenciation tardive de l'épicotyle et de l'hypocotyle et par l'extrême petitesse du suspenseur, la cellule inférieure de la tétrade, *ci*, donnant uniquement trois ou quatre cellules courtes, réparties en un ou deux étages.

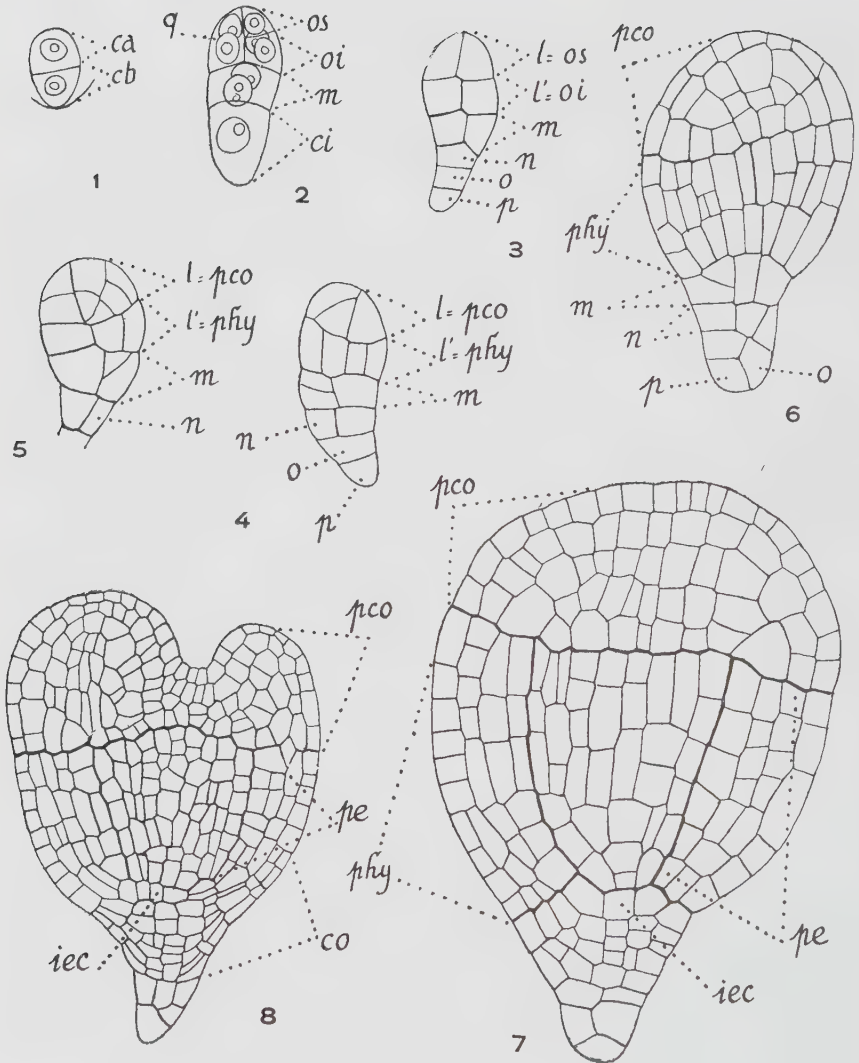


Planche VIII — Fig. 1 à 8
Euphorbia helioscopia L. (G $\times$ 340 ; $\times$ 220 en 8)

L'*E. helioscopia* appartient comme l'*E. palustris* à la section *Tithymalus* et la sous-section *Galarrhæi*.

Nous disposons seulement de quelques stades et c'est par analogie avec ce qui se passe chez les autres espèces que nous pouvons donner des conclusions au moins provisoires. En 2 figure le passage des quadrants aux octants. C'est un stade tout à fait comparable à celui que nous avons figuré en 4 pour l'*E. palustris*, avec deux cellules en *m* et une seulement en *ci*. Les différences portent sur le fait qu'un quadrant s'est déjà divisé en deux octants superposés et que la cellule *ci* est proportionnellement plus volumineuse et surtout plus allongée qu'elle ne l'est chez l'Euphorbe des marais. La fig. 3 où les noyaux manquent de netteté, mais où les parois sont faciles à observer, peut s'interpréter comme le stade des octants répartis en deux étages quadricellulaires ; la cellule *m* ne présente encore ni divisions transversales, ni divisions obliques ; la cellule *ci* a donné un suspenseur *sensu stricto* de trois éléments superposés. En 4 la figure est également très régulière : le dermatogène s'identifie au niveau des octants supérieurs et inférieurs ; une cloison transversale se différencie en *m* et une cloison verticale dans l'élément supérieur du suspenseur *s. stricto*. Les divisions sont plus complexes en 5, au moins au niveau des octants supérieurs où le dermatogène ne s'identifie pas d'emblée. Au niveau de *m*, une cloison oblique s'insérant au milieu de la cloison verticale et sur la paroi inférieure du dermatogène au niveau de l'axe hypocotylé, délimite, à sa partie supérieure, l'une des premières initiales de l'écorce de la racine. En 6, le procembryon présente une partie cotylée et une partie hypocotylée bien délimitées. On constate que, en *m*, la différenciation des initiales de l'écorce de la racine est plus rapide dans certaines cellules que dans d'autres éléments où des parois verticales précèdent les parois transverses ou obliques. Les deux cellules supérieures du suspenseur *s. stricto*, sont divisées longitudinalement. Seule la cellule inférieure demeure indivise. Le stade précotylédonnaire (fig. 7) est remarquable de régularité. En particulier on distingue très bien, au niveau de l'hypocotyle, les limites entre le périblème et le plérôme et, en *m*, une assise d'initiales de l'écorce au sommet radiculaire et les cellules sous-jacentes déjà nombreuses.

Elles représentent le sommet de la coiffe dont les parties latérales proviennent du cloisonnement tangentiel des cellules inférieures du dermatogène dans l'axe hypocotylé. Le suspenseur demeure très court. La cellule inférieure de cet organe n'est toujours pas divisée.

Embryogénie de l'*Euphorbia exigua* L.

L'*E. exigua* appartient à la sous-section *Esulae* Boiss. de la section *Tithymalus* (Hall) Boiss. C'est R. Souèges (1924; 1925) qui, en s'adressant à cette espèce nous a fait savoir le premier quelles étaient les lois qui présidaient au développement de l'embryon chez les Euphorbes.

Nous citerons ici les conclusions très claires que R. Souèges (1925) a dégagées à ce sujet dans l'article paru dans le Bulletin de la Société botanique de France :

« 1° L'oospore de l'*E. exigua* se segmente transversalement pour donner une cellule apicale qui se partage par une cloison verticale et une cellule basale qui prend une paroi horizontale.

2° Les deux éléments supérieurs de la tétrade ainsi engendrée donnent par segmentations méridiennes quatre cellules-quadrants disposées dans un plan horizontal. Aux dépens des quadrants, par divisions transversales, se constituent huit cellules-octants distribuées en deux étages ; les octants supérieurs représentent la partie cotylée, les octants inférieurs la partie hypocotylée.

3° La marche des segmentations dans les octants semble peu régulière ; d'une manière générale, il se produit tout d'abord des cloisons verticales plus ou moins parallèles aux parois méridiennes. Les histogènes ne paraissent vraiment individualisés qu'au terme de la vie proembryonnaire.

4° La cellule intermédiaire de la tétrade donne naissance à l'hypophyse ; par deux cloisons cruciales, elle engendre quatre cellules circumaxiales qui se segmentent peu après transversalement. Les éléments supérieurs ainsi constitués représentent

les initiales de l'écorce au sommet radulaire, les éléments inférieurs, le primordium de la coiffe.

5° La cellule inférieure de la tétrade ne suit pas, dans ses divisions, de règle bien déterminée ; à ses dépens se développe un suspenseur paucicellulaire, de forme conique, ne jouant au cours de l'embryogénèse qu'un rôle de fixation. »

L'*E. exigua*, par le cloisonnement régulièrement vertical de ses octants supérieurs se différencie assez nettement de l'*E. geniculata* où le dermatogène s'identifie d'emblée. D'autre part, la différenciation des initiales au sommet de la racine se fait de façon plus simple et plus rapide que chez les espèces dont nous avons décrit précédemment l'embryogénèse. Enfin, chez l'*E. exigua* les quadrants prennent toujours des cloisons transversales alors que chez l'*E. palustris*, souvent les premières parois ont une direction verticale.

Embryogénie de l'*Euphorbia Rothiana* Spreng (Planche IX)

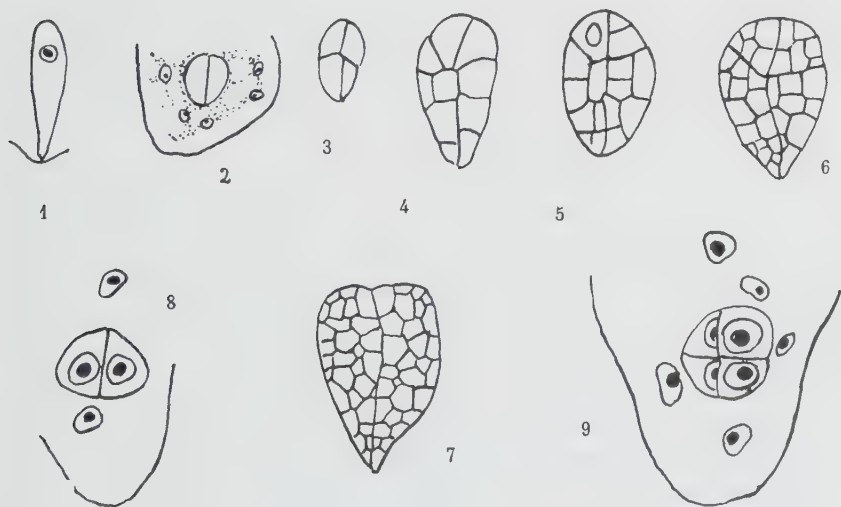


Planche IX — Fig. 1 à 9

Euphorbia Rothiana Spreng (fig. 1 à 7) ; *Euphorbia Preslii* Güss. (fig. 8 et 9).

L'*E. Rothiana* Spreng appartient à la sous-section *Esulae* Boiss, de la section *Tithymalus* (Hall) Boiss. Les données sur l'embryogénie des Euphorbiacées sont si rares que nous ferons état des données fournies par R. K. Srivastava (1952) sur l'*E. Rothiana* bien qu'elles soient très incomplètes et discutables en ce qui concerne le développement de l'embryon. On retrouvera les figures données par l'auteur dans la planche.

Au sujet de ce développement, R. K. Srivastava remarque que la première division du zygote est verticale et la seconde transversale. Les divisions suivantes transforment l'embryon en une masse globulaire de cellules. Jusqu'à ce stade du développement de l'embryon, il n'est pas possible de distinguer un suspenseur. Il convient de faire un certain nombre de remarques sur les figures, le texte étant lui-même très réduit. L'oosphère figurée dans le sac embryonnaire est attachée à la paroi de ce sac; elle a une forme très allongée (fig. 1). Le proembryon bicellulaire (fig. 2) *est complètement détaché de la paroi du sac*, entouré de tout côté par l'albumen nucléaire; il a une forme subsphérique. Dans l'embryon qui nous est décrit comme étant tétracellulaire (fig. 3), on distingue une cloison continue qui est la cloison transversale et deux cloisons verticales qui ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre. L'aspect, en 4, est sensiblement le même. Aussi sommes-nous surpris de voir réapparaître en 5, 6 et 7 une cloison verticale continue allant du sommet à la base de l'embryon.

D'après ces particularités, nous sommes convaincu que l'embryon bicellulaire n'est pas coupé verticalement, mais de façon très oblique. Ainsi, rien ne prouve que la première paroi soit vraiment verticale. Les positions respectives des parois transversales et verticales dans la tétrade ainsi qu'au stade figuré en 4 font penser que ces formes proviennent d'un embryon bicellulaire à éléments superposés. Les positions indiquées ensuite pour les parois sont moins sûres car, nous savons, par expérience qu'elles n'apparaissent jamais nettement à l'examen microscopique dès que l'embryon compte un nombre assez important de cellules. Les données de R. K. Srivastava sont de toute façon intéressantes. Elles le seraient particulièrement si le zygote prenait vraiment une paroi verticale; mais rien n'est

plus douteux. S'il s'agit d'une erreur d'interprétation il n'en reste pas moins à peu près certain que la cellule inférieure de l'embryon bicellulaire prend une paroi verticale et que, ainsi, ces formes primitives à tétrades en A1 se rencontreraient aussi bien chez les Euphorbes que chez les Ricins ou les Mercuriales. D'après les quelques figures relatives au développement de l'embryon la cellule apicale donnerait, selon toute vraisemblance, la partie cotylée et la partie hypocotylée, la cellule basale, les initiales de l'écorce de la racine et la coiffe. L'*E. Rothiana* appartiendrait ainsi, comme les autres Euphorbiacées, à la famille embryogénique du *Myosurus minimus*.

Embryogénie de l'*Euphorbia Myrsinites* L. (Planche X)

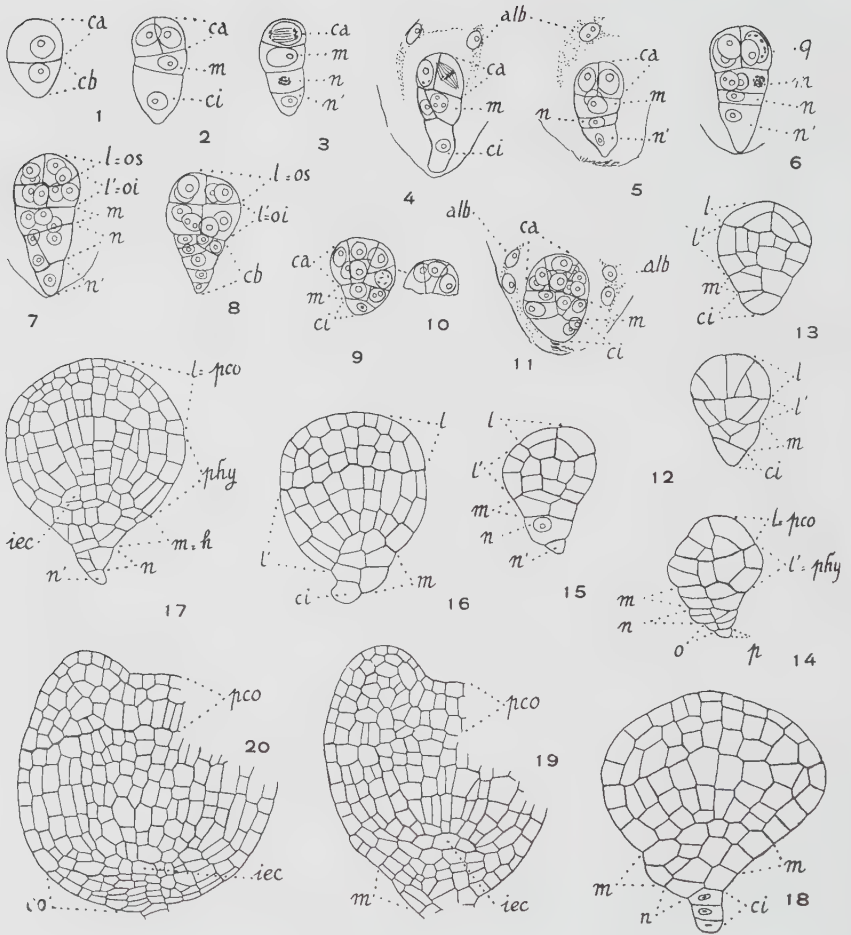


Planche X — Fig. 1 à 20
Euphorbia Myrsinites L. (G. × 340 ; 220 en 19 et 20)

L'Euphorbia Myrsinites L. appartient à la sous-section *Myrsiniteae* Boiss de la section *Tithymalus* (Hall) Boiss.

L'oospore se divise par une paroi transversale en deux cellules superposées, *ca* et *cb* (fig. 1). La tétrade appartient à la catégorie A2 (fig. 2). Souvent la cellule *m* prend précocement une cloison verticale, avant même que les quadrants se soient formés (fig. 3 et 4). Parfois, la cellule *ci* se cloisonne elle-même plus rapidement que les cellules-filles de *ca* (fig. 4 et 5). Les quadrants sont obtenus par division verticale des cellules de l'étage *ca* de la tétrade (fig. 3, 5 et 6). Ils donnent habituellement deux étages superposés de quatre octants (fig. 7 et 8), mais certains d'entre eux peuvent aussi, comme chez l'*E. palustris*, prendre des cloisons verticales (fig. 9, 10 et 11), ce qui provoque un retard dans la séparation des deux parties cotylée et hypocotylée. Ces divisions au niveau de *m* sont très variables. Dans certaines des cellules circumaxiales, les initiales de l'écorce de la racine s'identifient parfois rapidement à l'aide d'une cloison oblique (fig. 8 à droite, 9 à gauche, 10 et 11 à gauche), mais fréquemment il apparaît tout d'abord des cloisons verticales ou transversales (fig. 11). Les cellules du suspenseur *s. stricto* ont un aspect et un sort très variable. La cellule *n*, sous-jacente à *m*, se cloisonne souvent verticalement ou obliquement (fig. 7 et 8). Sa cellule-sœur, *n'*, reste toujours petite (fig. 7 et 11). Elle peut cependant se diviser transversalement comme en 8 ou en 13. Plus rarement, la cellule *ci* elle-même, très petite, prend une cloison longitudinale (fig. 9 et 11). Ce comportement correspond aux formes embryonnaires où les quadrants se divisent verticalement. Certaines formes proembryonnaires âgées ou embryonnaires jeunes sont totalement dépourvues de suspenseur. Nous n'en avons pas figuré parce qu'il est difficile de juger, en s'adressant à des embryons absolument sphériques, si les coupes que l'on en obtient sont vraiment verticales, mais il est très probable qu'elles correspondent aux proembryons qui ont pris une cloison verticale en *n*. En définitive l'*E. Myrsinites*, rentre comme toutes les autres Euphorbes, dans la famille embryogénique du *Myosurus minimus*. De l'*E. palustris*, il se rapproche par la tendance, assez faible du reste, que ses quadrants ont de prendre des cloisons verticales. L'organisation de

l'hypophyse, sans être aussi régulière que chez l'*E. exigua*, la rappelle cependant et il en résulte la formation relativement précoce d'une assise d'initiales de l'écorce de la racine et d'un primordium volumineux de la coiffe. La limite supérieure de l'hypophyse peut-être marquée par un bourrelet extérieur qu'elle forme au contact de l'axe hypocotylé (fig. 18 à gauche). Les variations les plus surprenantes, mais qui sont sans conséquence pour les lois de l'embryogénie, se produisent au niveau de la cellule inférieure *ci* de la tétrade qui peut ne pas se diviser et rester très petite ou, au contraire, donner un suspenseur qui demeure cependant court et comprend très peu de cellules.

Conclusions générales sur le genre Euphorbia

Toutes les Euphorbes, dont nous connaissons actuellement l'embryogénie, se rattachent au type du *Myosurus minimus*.

Il semble bien que les embryons bicellulaires soient toujours formés de deux cellules superposées. Parfois, des embryons ont pu nous paraître cloisonnés verticalement, mais ils étaient constamment, dans ces cas, détachés de la paroi du sac embryonnaire et, sur la coupe voisine, apparaissait très souvent la base du proembryon reliée à la paroi du sac. Il s'agissait donc de formes embryonnaires coupées très obliquement. Plusieurs auteurs font état d'embryons bicellulaires à parois verticales chez des Euphorbes. Nous avons vérifié les dessins publiés à ce sujet par W. Weniger (1917) (Planche IX fig. 8 et 9) et R. K. Srivastava (Planche IX fig. 1 à 7). Avec W. Weniger, il s'agit de l'*E. Preslii*. L'embryon bicellulaire à paroi verticale (fig. 8) est très nettement distant de la paroi du sac embryonnaire et, entre cette paroi et la base supposée du proembryon, figure un noyau d'albumen. W. Weniger (1917) donne également des stades de développement embryonnaire chez l'*E. splendens*. Nous n'en avons pas fait état, étant donné que, en dehors d'un embryon bicellulaire à deux cellules superposées, aucun autre stade ne se prête à l'interprétation. Avec R. K. Srivastava (1952), il s'agit de l'*E. Rothiana* ; nous avons vu que la formation d'un embryon bicellulaire à paroi verticale (fig. 2) était nullement démontrée.

En effet, sa forme est globuleuse alors que l'oospore (fig. 1) et le proembryon à quatre cellules (fig. 3) sont de forme allongée. Sa base est absente puisqu'elle paraît assez éloignée de la paroi du sac embryonnaire.

Nous avons toujours observé des tétrades de la catégorie A2.

Les octants sont groupés dans certaines espèces (*E. exigua*, *E. geniculata* et probablement *E. helioscopia* en deux étages quadricellulaires. Chez l'*E. palustris*, ils sont presque toujours séparés par des cloisons verticales. Chez l'*E. Myrsinites*, les divisions sont beaucoup plus souvent transversales que verticales. Ces variations n'ont pas de conséquence sur les destinées de *ca* et *cb*, mais nous verrons, dans les conclusions générales, qu'il est possible de leur attribuer un grand intérêt dans l'étude phylogénétique des Euphorbiacées. En tout cas, la division verticale des quadrants, qui aboutit à la différenciation plus tardive de la partie cotylée et de la partie hypocotylée, doit être considérée comme un caractère nettement archaïque.

La cellule intermédiaire *m* de la tétrade fournit toujours une hypophyse, mais, selon les espèces, l'identification de l'écorce de la racine est plus ou moins précoce.

De très grandes variations existent dans la forme du suspenseur *s. stricto*. R. Souèges (1925), à propos de l'*E. exigua*, écrit qu'il a purement un rôle de fixation. C'est le cas chez la plupart des Euphorbes où l'oospore se trouve dans un sac embryonnaire largement ouvert, mais quand l'oospore est logée dans un rétrécissement micropylaire du sac, comme chez l'*E. Myrsinites*, il a un rôle supplémentaire : en s'allongeant rapidement, il permet à la cellule apicale de pénétrer dans la cavité élargie du sac où elle poursuit un développement normal. En tout cas, il est certain que chez les Euphorbes, le suspenseur, sauf exception, joue un rôle très effacé et que, dans certains cas même, il peut faire totalement défaut.

CONCLUSIONS GENERALES SUR LES EUPHORBIACEES

De l'hétérogénéité des Euphorbiacées

On a pensé parfois que les Euphorbiacées pourraient ne pas être une famille homogène (D. A. Johansen, 1950, Emberger, dans Chadeaud et Emberger, 1960). L'étude embryogénique que nous avons faite de quelques-uns de ses représentants confirme cette hypothèse, puisque les Euphorbiacées répondent au moins à deux types embryonomiques, celui du *Senecio vulgaris* et celui du *Myosurus minimus*.

Les genres qui se rattachent au premier archétype sont assurément plus primitifs, puisque les potentialités restent encore condensées presque toutes dans la cellule basale du proembryon bicellulaire, la cellule apicale fournissant seulement la partie cotylée *sensu lato*. Primitifs, ils le sont encore par leur tétrade de forme globuleuse, appartenant à la catégorie A1, tétrade en tout point comparable à celle des Fougères-types et fort peu répandue chez les Angiospermes. R. Souèges (1961 *a*) vient de donner le nom de *Proarchétypes*, aux types qui procèdent ainsi de tétrades globuleuses, qu'elles soient en A, B ou C. Aux considérations que nous venons d'énoncer pour justifier la priorité de telles tétrades, R. Souèges ajoute les observations suivantes : 1° d'une façon théorique, il y a application de la loi de Sachs d'après laquelle chaque nouveau plan de division coupe le précédent à angle droit ; 2° Comme le prouve l'observation, toute paroi oblique ou longitudinale conduit à des différenciations moins précoces.

Au second mégarchétype se rattacherait des genres plus évolués, non seulement par la prédominance prise par la cellule apicale dans l'édification du corps de la plante, mais encore par la formation de tétrades filamenteuses appartenant à la catégorie A2. Le cas des *Acalypha* présente un intérêt tout particulier en nous donnant la preuve qu'il peut, chez les Euphorbiacées, coexister dans une même espèce, des tétrades des deux catégories A1 et A2. Il semble bien que l'embryon se rattache toujours, dans ce genre, à l'archétype du *Myosurus minimus*. Ainsi les *Acalypha* qui se distinguent nettement des autres Mer-

curialinées (*Mercurialis*, *Ricinus*) qui font partie de la famille embryogénique du *Senecio vulgaris*, les rappellent-ils cependant par l'une des formes, la plus habituelle d'ailleurs, que prend leur tétrade. On peut considérer que le genre crée une transition entre les Mercurialinées dont elles ont la tétrade en A1 et les Euphorbiées dont elles sont voisines par les destinées de leur cellule basale. Le rapprochement serait encore plus marqué s'il existait, comme nous le pensons, une tétrade de la catégorie A1 chez certaines Euphorbes, selon l'interprétation que nous donnons des observations de R. K. Srivastava.

Nous ne pouvons pas tenir compte des observations de R. N. Kapil (1956 *b*) sur les *Chrozophora*, car il les a arrêtées à un stade où rien ne permet encore de savoir si l'embryon se rattache à l'archétype du *Senecio* plutôt qu'à l'archétype du *Myosurus*.

Nous pouvons conclure que c'est artificiellement que les Euphorbiacées sont considérées comme une famille, car à cette notion doit correspondre à notre avis l'homogénéité de développement de l'embryon. Le fait est vérifié par exemple sur les Crucifères, les Rosacées, les Malvacées, l'ensemble des Personales et des Lamiales (R. Souèges 1948 et P. Crété 1951), les Ericacées (Veillet Bartoszewska, 1957 *b*, 1958, 1959, 1960 *a*, 1960 *b*), les Composées (J. Vernin (1952 et J.C. Mestre 1958). On a pu admettre que la notion de famille pouvait résister à des variations dans la loi des dispositions à la deuxième génération, du moment que la loi des destinées était respectée. C'est le cas des Solanacées où d'ailleurs, nombre d'espèces se révèlent irrégulières, leurs formes se rattachant à des types embryonomiques divers mais correspondant toutes à un même mégarchétype. R. Souèges (1939, p. 34 - 1961 *b*) attribue pour cause, à ces variations, quelque hybridation lointaine. Il est difficile par contre de considérer comme familles homogènes des groupements réunissant des espèces se rattachant à divers mégarchétypes.

Peut-être certaines formes ont-elles continué d'évoluer par rapport au type embryonomique, sans que cette évolution se traduise extérieurement par des différences morphologiques marquées : il s'agit presque toujours de familles ayant acquis une zygomorphie florale très poussée, possédant un mode de fructification particulièrement original. Il en va ainsi des Papi-

lionacées et des Boragacées. (R. Souèges et P. Crété, 1952). Mais on peut aussi admettre que, dans une même famille, ont été rapprochées des plantes provenant d'ancêtres différents, mais ayant acquis, par convergence, des caractères morphologiques semblables.

Si l'on admet la première hypothèse, la famille prendrait les caractères d'un ordre ; elle grouperait des familles ayant atteint différents paliers de l'évolution compte tenu de leur embryogénie. Dans la seconde hypothèse, les familles embryogéniques pourraient être considérées comme appartenant chacune à un phylum différent.

Dans le cas des Euphorbiacées, c'est plutôt l'idée de l'enchaînement des types embryonomiques qui semblerait devoir être admis. Il est toujours délicat de conclure à une parenté de groupements sous prétexte qu'ils se rattachent à deux mégarchétypes ou à deux groupes immédiatement voisins. On peut le faire cependant avec quelque assurance quand il existe des cas intermédiaires où les premières formes embryonnaires sont construites conformément au type le plus primitif, les formes plus âgées se rattachent en définitive au type plus évolué, compte tenu des destinées de *ca* et de *cb*. C'est le cas qui se présente chez les Euphorbiacées où nous avons mis en évidence, dans certaines espèces, la formation de parois antielines au niveau des quadrants : les huit octants sont situés en définitive sur un même plan horizontal conformément au type du *Senecio*. Seulement, par différenciation de parois transversales ou obliques, deux étages finissent par s'identifier au niveau des cellules-filles de *ca*. L'étage supérieur seulement fournit la partie cotylée. L'étage inférieur assure la construction de l'axe hypocotylé. En définitive et quoique à la troisième génération les octants soient disposés en un étage au lieu de deux, les lois des destinées appliquées à la cellule apicale et à la cellule basale du proembryon bicellulaire sont conformes à celles qui président au développement de l'embryon chez le *Myosurus minimus*. Cette transition d'un type à un autre est encore confirmée par la coexistence, chez l'*Euphorbia palustris* surtout, à côté des formes plus nombreuses à octants répartis comme les *Senecio*, de quelques autres où ils sont disposés comme chez les *Myosurus*.

Enfin, il n'est pas rare que, dans une même forme proembryonnaire, les quadrants prennent les uns, des cloisons verticales, les autres, des cloisons transversales.

On peut donc admettre que toutes les Euphorbiacées proviennent d'une souche commune caractérisée probablement par un embryon se rattachant au second mégarchétype et de forme globuleuse.

Nous avons laissé de côté le cas des *Phyllanthus*. Par la structure de leur ovaire, ils nous paraissent relativement primitifs, mais ils présentent par leur appareil végétatif des caractères dont on peut prétendre qu'ils traduisent une évolution marquée. Cette évolution, l'étude du développement de l'embryon la confirme. Les *Phyllanthus* se rattachent au type du *Myosurus*, comme les *Euphorbia* et les *Manihot*. Cependant, il semble bien que les embryons de certaines espèces procèdent de tétrades en C2 et non pas en A1 ou A2 (R. P. Singh, 1956). Cette différence, à notre avis, n'intervient probablement pas dans les destinées de la cellule basale du proembryon bicellulaire. Elle serait, par suite, d'assez peu de valeur.

D. A. Johansen (1950) tenant compte des observations de certains auteurs a rattaché quelques Euphorbiacées à un type Piperad. Pour cela, il faut que la première cloison, dans la cellule-œuf, soit verticale. Nous n'avons observé, au cours de nos recherches, aucun proembryon de ce type et l'examen des figures données par ceux qui ont décrit de telles formes nous incite à penser qu'ils ont eu affaire à de jeunes sporophytes coupés plus ou moins obliquement. Dans aucun cas, ils ne les représentent en effet attachés à la paroi du sac embryonnaire. Autrement, cette forme à paroi verticale eût été la plus primitive puisque dans ce cas, il n'y a pas encore de répartition de potentialités en des cellules différentes à la première génération.

Variations au sein des espèces appartenant à un même genre

Nous avons eu l'occasion de nous livrer à des recherches d'embryogénie comparée à propos des *Euphorbia* et des *Mercurialis*. En dehors des différences secondaires portant sur le

volume des blastomères et la forme des proembryons, nous avons relevé, entre espèces d'un même genre, d'autres variations plus importantes : elles ont trait au mode de segmentation de certaines cellules proembryonnaires, mais elles n'ont cependant pas de retentissement sur les destinées des cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire.

C'est ainsi que nous avons constaté que la disposition des octants d'une part, le nombre des étages d'initiales de la tige épicotylée d'autre part n'étaient pas les mêmes chez le *Mercurialis annua* et le *Mercurialis perennis*.

Chez les Euphorbes, des variations se produisent dans les segmentations au niveau des quadrants. Certaines espèces, comme l'*E. exigua*, prennent deux étages superposés d'octants, tandis que, chez la plupart des autres espèces, les octants sont au moins en partie séparés par des cloisons verticales obliques.

De façon presque générale, les embryons sont munis de suspenseurs assez courts, mais, chez l'*Euphorbia geniculata*, le suspenseur est fortement allongé. Nous avons retrouvé un cas semblable avec suspenseur cependant plus réduit chez l'*E. helioscopia*. Nous avons établi qu'il ne s'agissait pas là de différences profondes d'une espèce à l'autre, mais seulement des effets provoqués par un phénomène purement mécanique. En effet, quand le jeune sporophyte est subglobuleux, le sac embryonnaire est à peu près sphérique, et ne présente de la sorte aucune entrave au développement des jeunes formes proembryonnaires. Au contraire, chez les Euphorbes à suspenseur allongé, l'oosphère reste incluse dans une partie du sac embryonnaire qui, en raison de la persistance et de l'accroissement du nucelle environnant, est de forme étroite et tubuleuse. Le reste du sac s'étend comme d'habitude largement aux dépens du nucelle. Quand les premières divisions se produisent dans le proembryon, le sporophyte, emprisonné dans la partie rétrécie du sac embryonnaire, ne pourrait pas se développer si l'accélération dans la division transversale des cellules en *cb* n'amenait pas la cellule *ca* ou ses descendantes dans la portion élargie du sac où s'accumule l'albumen. C'est là seulement qu'il peut trouver l'espace et les aliments qui lui sont indispensables.

Le développement de l'embryon chez les Buxacées

L'emplacement des Buxacées dans la classification est douteux. Cependant beaucoup d'auteurs les rapprochent des Euphorbiacées, en raison de l'unisexualité de leurs fleurs et de la construction de leur ovaire à trois loges uniovulées. Par contre, chez les Buxacées, les ovules sont apotropes pendants, alors qu'ils sont épitropes pendants chez les Euphorbiacées. La prise en considération des caractères anatomiques n'est pas non plus déterminante ; on rappellera cependant que les Buxacées sont toujours dépourvues du tissu criblé périmédullaire et de ces laticifères articulés ou inarticulés dont la présence est si fréquente chez les Euphorbiacées, sauf chez les Phyllanthées.

Embryogénie du *Buxus sempervirens* L. (Planche XI)

nis par le jardin botanique de Montpellier, faire une étude complète du *Buxus sempervirens* L. ce qui nous a conduit à des résultats tout à fait différents de ceux que J. Wiger a fait connaître.

La première cloison transversale dans le proembryon isole les cellules *ca*, *cb* (fig. 1). Puis, par cloisonnement oblique des cellules apicale et basale, il se forme une tétrade de la catégorie B1 (fig. 2).

La cellule apicale, *ca*, donne naissance, par segmentation oblique, à deux cellules inégales et hétérodynamiques, *a* et *b* (fig. 2). La cellule *a*, se divise par une cloison transversale en deux cellules superposées dont l'une reste au contact de *cb*, tandis que l'autre, *e*, vient occuper le sommet du proembryon (fig. 3). La cellule *b*, autre fille de *ca*, prend, au contraire, une cloison à peu près longitudinale, de sorte que les quatre cellules quadrants, issues des divisions de *ca*, se trouvent groupées en tétraèdre (fig. 3, 5 et 7), avec, au sommet, l'élément *e* qui représente l'épiphyse.

La cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire se divise par une cloison oblique, isolant les cellules dissemblables *m* et *ci* (fig. 2). Dans la fig. 4, les éléments *m* et *ci* sont disposés l'un au-dessus de l'autre, ce qui pourrait laisser supposer que la tétrade primitive est une tétrade en B2. Il est possible qu'il ne s'agisse que d'une apparence puisque dans tous les autres cas, par exemple dans la figure 3, la première cloison au niveau de *cb*, présente toujours une disposition plus ou moins inclinée sur la verticale. Nous n'avons pas observé d'embryon dioctocellulaire. Un léger retard semble se produire au niveau de l'étage *ca* ou *cb*.

Les figures 9, 12, 13 et 14 montrent les premières divisions de la cellule épiphysaire. Les initiales de l'écorce proviennent de son fonctionnement. Les deux cellules-filles de *b* et la cellule-sœur de l'épiphyse, représentant les autres quadrants, engendrent la partie cotylée *sensu stricto*, c'est-à-dire les cotylédons et les initiales de la stèle au sommet caulinaire.

Etant donné les directions obliques des parois qui se succèdent dans les blastomères issus de *m* et de *ci*, cellules-filles de la cellule basale *cb*, il est difficile de suivre exactement les desti-

nées de ces blastomères. On pourrait cependant déduire, d'après les figures 15, 16, 17, 18, 19 et 20, que les secteurs *m* et *n* participent à la construction de l'hypocotyle et donneraient encore naissance aux initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire. Une partie ou la totalité de la coiffe ainsi que le suspenseur très court et réduit à quelques cellules proviennent des cloisonnements qui se situent en *n'*.

L'embryon se rattache à l'archétype du *Geum urbanum* L. ; il se range dans la première période du système embryogénique et dans le mégarchétype II défini par la formule : $cb = phy + icc + iec + co + s$; *ca* engendre de son côté $pco + pvt$.

Ce type de développement se rencontre également chez le *Rhamnus Frangula* L. et le *Ceanothus azureus* Desf. (R. Souèges, 1941 et 1939), mais dans ces deux cas, il y a existence simultanée de la tétrade en B1 et B2; chez le *Buxus sempervirens* L. on a seulement une tétrade en B1.

Cette conclusion vient à l'encontre des observations de J. Wiger. Les Buxacées se rattachent à un type embryonomique totalement différent de celui du *Capsella* ; nous ajouterons même à un type plus primitif étant donné sa tétrade en B1 et ses différenciations moins distinctes et plus tardives.

Le développement de l'embryon chez les Callitrichacées

Embryogénie du *Callitriche vernalis* Kuetz.

L'embryogénie des Callitrichacées nous est connue depuis peu. Nous savons maintenant, grâce aux recherches de R. Souèges (1952) que l'embryon du *Callitriche vernalis* Kuetz, doit être rattaché au sous-archétype du *Capsella Bursa-pastoris*. Ce sous-archétype se différencie de l'archétype du *Myosurus minimus* essentiellement par la séparation du dermatogène par cloisonnements tangentiels des octants et le mode d'individualisation de la cellule hypophysaire. Parmi d'autres traits d'un caractère plus secondaire, retenons aussi que la cellule hypophysaire est fille ou petite-fille de l'élément *m* de la tétrade et que le suspenseur est longuement filamenteux.

En définitive, les Callitrichacées appartiennent à la famille embryogénique du *Myosorus minimus* comme les *Euphorbia*, les *Manihot* et les *Acalypha*. Cependant, elles diffèrent notablement de ces Euphorbiacées qui, elles, se rattachent au type fondamental du *Myosurus* et non au sous-archétype du *Capsella*.

Affinités des Euphorbiacées, des Buxacées et des Callitrichacées entre elles

LEURS RELATIONS

AVEC LES AUTRES ANGIOSPERMES

1° Euphorbiacées.

Certaines Euphorbiacées, telles que les Mercuriales et les Ricins, font partie de la famille embryogénique du *Senecio vulgaris* ; elles se rapprochent de façon remarquable des Malvales qui se rattachent au même mégarchétype (R. Souèges, 1948). Elles en diffèrent cependant parce qu'elles procèdent de tétrades en A1 et les Malvales, de tétrades en A2. Elles conservent à ce point de vue des caractères plus archaïques que les Malvales et il nous paraît difficile de les en faire dériver, contrairement à l'opinion émise par quelques systématiciens.

Il en va de même pour les relations des Euphorbiacées avec les Géraniales qui, bien que se rapportant à des types embryonomiques assez variés, ne présentent jamais de tétrades en A1, ne se rattachent jamais au type du *Senecio vulgaris*, mais à des types plus évolués (R. Souèges, 1948).

En se basant sur des réactions sérodiagnostiques, Hoeffgen admet la parenté des Euphorbiacées, des Géraniales et des Malvales : les Euphorbiacées se seraient détachées très précocement des types primitifs des Géraniales et des Malvales et auraient acquis une certaine indépendance. Les données de l'embryogé-

nie concordent remarquablement avec les idées d'Hoeffgen. Par deux voies fort différentes de recherches, on aboutit finalement à la conclusion que les Euphorbiacées seraient très primitives qu'elles auraient constitué précocement un phylum indépendant ayant évolué dans d'assez faibles limites.

2° Buxacées.

L'étude du *Buxus sempervirens* nous révèle que les Buxacées diffèrent nettement des Euphorbiacées par les lois qui président au développement de leur embryon. Il est vrai que nous avons cru tout d'abord (Dang Van Liem, 1959 a) que ces différences étaient encore plus profondes qu'elles le sont en définitive. En effet, nous ne connaissions encore que l'embryogénie des Euphorbes qui se rattachaient, dans la première période, au mégarchétype IV et au 1^{er} groupe de la classification embryogénique. Le Buis, tout en faisant partie de la même période, se rattachait au second mégarchétype et au 2^e groupe de la classification embryogénique. En réalité, les Buxacées sont assez voisins des Euphorbiacées du type *Senecio*. Elles ont la même tétrade globuleuse caractérisant les proarchétypes, et la cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire présente dans les deux cas, les mêmes destinées. Cependant, comme la cellule apicale *ca*, prend une cloison oblique entraînant la formation à la troisième génération d'un quadrant ayant la valeur d'une cellule épiphysaire, la tétrade est de la catégorie B1 et non de la catégorie A1. Aussi, les Buxacées nous apparaissent-elles plus évoluées que les Euphorbiacées se rapportant au type *Senecio*, car les initiales de la lige épicotylée se différencient de façon beaucoup plus précoce. Incontestablement, il ne paraît pas indiqué du tout de rattacher comme on l'a fait parfois, les Buxacées aux Euphorbiacées. Cependant, les données embryogéniques n'apportent pas un élément prépondérant permettant de séparer les Buxacées de l'ordre des Tricoques.

A première vue, la parenté pourrait être grande entre les deux groupes voisins se rattachant au même mégarchétype. Seulement, nous ne connaissons pas actuellement de types intermédiaires entre les Euphorbiacées du type *Senecio* et les Buxacées. Là encore, on peut supposer que Buxacées et Euphorbiacées

proviennent d'un même tronc commun dont les représentants auraient été caractérisés par leurs tétrades en A1 et des destinées comparables de la cellule basale. L'évolution aurait pu aboutir à la production d'une part de tétrades en A2 avec des destinées différentes de la cellule basale, d'autre part de tétrades en B1, sans qu'il y ait modification dans les destinées de *cb*.

Les Buxacées présentent, à leur tour, des rapports embryonomiques très étroits avec certaines Célastrales puisque la seule différence notable entre un embryon de *Buxus* et des embryons de *Rhamnus* ou de *Ceanothus* (R. Souèges, 1939 ; 1941) réside dans la forme de la tétrade, globuleuse dans le premier genre, filamenteuse dans le second. Rien ne s'oppose à l'établissement d'une filiation entre les Buxacées et certaines Célastrales.

3° Callitrichacées.

Les Callitrichacées doivent être incontestablement détachées de l'ordre des Tricoques. Nous avons vu que, par leurs caractères embryogéniques, elles pourraient présenter, avec les Euphorbiacées, certaines affinités. Les Euphorbes ne font-elles pas partie, comme le *Callitriche vernalis*, de la famille embryogénique du *Myosurus minimus* ? Il est vrai que c'est plus spécialement au sous-archétype du *Capsella Bursa - pastoris* que se rattache le *Callitriche* mais la différence paraît moins grande entre le type et le sous-type qu'entre le type *Senecio* d'une Mercuriale et le type *Myosurus* d'une Euphorbe. Cependant, d'autres raisons d'ordre embryologique interviennent pour séparer les Callitrichacées des Euphorbiacées. Dans la première famille, les ovules sont ténuinucellés, unitégumentés ; l'assise interne du tégument se différencie en un tapis, enfin l'albumen cellulaire est pourvu d'haustoriums à ses extrémités chalazienne et micropylaire. On sait que les Euphorbiacées ont des ovules crassinucellés, bitégumentés, sans assise épithéliale tégumentaire ; que leur albumen est nucléaire et dépourvu de formations haustoriales. C'est des Gamopétales et plus spécialement des *Verbena* que les *Callitriche* se rapprocheraient le plus, à la fois par les caractères de leurs ovules, par leur albumen dont les haustoriums ont le même mode d'origine, par leur embryon enfin qui se rattache dans les deux genres au-sous archétype du *Capsella*,

commun d'ailleurs à toutes les Personales et les Lamiales typiques (R. Souèges, 1952).

III

RÉSUMÉ

Nous avons étudié l'embryogénie d'espèces appartenant à deux familles que certains systématiciens ont groupés dans l'ordre des Tricoques, les Euphorbiacées et les Buxacées. Nous avons comparé nos résultats à ceux que les embryologistes avaient obtenus avec d'autres Euphorbiacées et les Callitrichacées.

1° La famille des Euphorbiacées est embryogénétiquement hétérogène. Les *Mercurialis* et le *Ricinus communis* procèdent de tétrades globuleuses en A1 et se rattachent au type embryonomique du *Senecio vulgaris*. Le *Manihot carthaginensis*, les diverses espèces du genre *Euphorbia*, le *Phyllanthus grandifolius* L. procèdent de tétrades en A2 et font partie de la famille embryogénique du *Myosurus minimus*. Les *Acalypha* d'après divers auteurs, feraient également partie de cette famille, mais leurs tétrades appartiendraient parfois à la catégorie A1.

2° Certaines Euphorbes présentent, avec le type *Senecio*, des formes de transition où les octants se séparent à partir des quadrants à l'aide de parois verticales au lieu d'être disposés en deux étages quadricellulaires.

3° La longueur du suspenseur est conditionnée, chez les Euphorbes, par la forme du sac embryonnaire.

4° Chez les Buxacées, le *Buxus sempervirens* se rattache à l'archétype du *Geum urbanum*. La tétrade appartient à la catégorie A1.

5° Les résultats des recherches embryogéniques sont en faveur de l'origine des Euphorbiacées à partir d'un tronc commun aux Géraniales et aux Malvales : elles s'en seraient détachées très précocement. Les Euphorbiacées représenteraient actuellement un ordre plutôt qu'une famille.

6° Les recherches embryogéniques ne s'opposent pas au rattachement des Buxacées à l'ordre des Tricoques, mais elles révèlent que leurs affinités sont autrement plus étroites avec les Rhamnacées.

7° Les Callitrichacées se comportent, par leurs caractères embryologiques, comme de véritables Gamopétales.

FIN

Paris le 1^{er} Décembre 1961.

Vu, le Doyen

G. VALETTE.

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER

LE RECTEUR

DE L'ACADÉMIE DE PARIS

Le Vice-Président du Conseil de l'Université de Paris
G. VALETTE.

LEGENDE GENERALE DES FIGURES

alb, albumen

ca, cellule apicale du proembryon bicellulaire

cb, cellule basale du proembryon bicellulaire

ci, cellule inférieure de la tétrade

co, coiffe ou portion centrale de la coiffe

d, cellule-fille supérieure de *m*

de, dermatogène

e, épiphyse, cellule épiphysaire ou tissu épiphysaire

h, hypophyse

iec, initiales de l'écorce de la racine

m, cellule intermédiaire de la tétrade

n, cellule-fille supérieure de *ci*

n', cellule-fille inférieure de *ci*

oi, octants inférieurs

oo, oosphère

os, octants supérieurs

p, cellule-fille inférieure de *n'*

pco, partie cotylée *sensu stricto*

pe, périblème

phy, hypocotyle ou partie hypocotylée

pvt, épicotyle ou point végétatif de la tige

q, quadrants

s, suspenseur *sensu stricto*.

BIBLIOGRAPHIE

ARNOLDI (W.) 1912 :

Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen.

Trav. Mus. Bot. Acad. St-Pétersbourg 9, p. 136-154.

BAILLON (H.) 1874 :

Histoire des plantes. Tome 5, p. 105.

Hachette Edit. Paris.

BANERJI (J.) 1949 :

A contribution to the life history of *Acalypha fallax*
Muell. Arg.

Bull. Bot. Soc. Bengal, 3, p. 29-32.

BENSON (L.) 1957 :

Plant classification.

D. C. Heath and Co Edit. Boston.

BENTHAM (G.) et HOOKER (J.D.) 1883 :

Genera plantarum

L. Reeve and C^o édit. London, vol. 3.

CARANO (E.) 1926 :

Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L., in rapporto col suo compartimento apomittico.

Ann. di. Bot. (Roma) 17, p. 50-79.

CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.) 1960 :

Traité de Botanique systématique. Tome II.

Les végétaux vasculaires par L. Emberger.

Masson Edit. Paris.

COLLOQUES INTERNATIONAUX du C.N.R.S. 1952 :

Evolution et phylogénie chez les végétaux.

Fasc. 51 - p. 224 - Paris.

CRÉTÉ (P.) 1951 :

Répartition et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes et, plus particulièrement, chez les Gamopétales.

Ann. Sc. nat. Bot. 11^e série, 12, p. 131-191.

D'AMATO (F.) 1939 :

Ricerche embriologica e cariológica sul genere *Euphorbia*.

Nuovo Giorn. bot. ital. 46, p. 470-509.

D'AMATO (F.) 1947 :

Nuove ricerche embriologica e cariológica sul genere *Euphorbia*.

Nuovo Giorn. bot. ital. 53, p. 405-436.

DANG VAN LIEM 1959 a :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez le *Buxus sempervirens* L.

C. R. Acad. Sc. 249, p. 1844-1847.

DANG VAN LIEM 1959 b :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez l'*Euphorbia palustris* L.

C. R. Acad. Sc., 249, p. 2378-2380.

DANG VAN LIEM 1960 :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez le *Mercurialis perennis* L.

C. R. Acad. Sc., 250, p. 3217-3219.

DANG VAN LIEM. 1961 :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez le *Phyllanthus grandifolius* L.

C. R. Acad. Sc., 250, p. 3217-3219.

DESSIATOFF (N.) 1911 :

Zur Entwicklung des Embryosackes von *Euphorbia virgata*.

Ber. dtsch. bot. Ges. 29, p. 33-39.

- DONATI (G.) 1913 :
Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae.
Ann. di Bot. Roma, 11, p. 395-399.
- ENDLICHER (S.) :
Genera plantarum secundum ordines naturales disposita.
Vienne 1836-1840.
- ENGLER (A.) et KRAUSE (K.) 1931 :
Dichapetalaceae in « Die natürlichen Pflanzenfamilien »
de A. Engler et K. Prantl (19 c, p. 1 - 11).
- ENGLER (A.) et PRANTL (K.) 1931 :
Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2ème édit. revue par
A. Engler et continuée par H. Harms. Vol. 19 c. Angios-
permae : Reihe Geraniales, Unterreihen Dichapetali-
neae, Tricoccae.
- HAECKEL (E.) 1875 :
Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.
Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. 9, p. 402.
- HOFFGEN. 1912 :
Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse des Columni-
ferenastes. Mez. Botan. Archiv. 1.
- JANSSONIUS (H. H.) 1929 :
A contribution to the natural classification of the Euphor-
biaceæ.
Trop. Woods 19, p. 8-10.
- JOHANSEN (D. A.) 1950 :
Plant embryology. Embryogeny of the Spermatophyta.
Chronica botanica C°, Waltham Mass. U.S.A. édit.
- JONSSON (B.) 1881 :
Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas
embryosäckutveckling.
Bot. Notiser, p. 169-187.
- JOHNSON (D. S.) 1914 :
Studies in the development of the Piperaceæ.
II. The structure and seed development of *Peperomia*
hispidula.
Amer. Journa. Bot. 1, p. 323-339 ; 357-397.

- JOHRI (B. M.) et KAPIL (R. N.) 1953 :
Contribution to the morphology and life history of *Acalypha indica* L.
Phytomorphology 3, p. 137-151.
- JORGENSEN (C. A.) 1923 :
Studies on *Callitrichaceæ*.
Bot. Tidsskr. 38, p. 81-126.
- JORGENSEN (C. A.) 1926 :
Zur Frage der systematischen Stellung der Callitrichaceen.
Jahrb. f. wiss. Bot. 64, p. 440-442.
- KAJALE (L. B.) et MURTHY (K.S.N.) 1954 :
The embryo sac of *Acalypha ciliata* Forsk.
Journ. Indian Bot. Soc. 33 p. 417-422.
- KAPIL (R. N.) 1956 a :
A development of embryo sac and endosperm in *Chrozophora rottleri* A. Juss. (A reinvestigation).
Bot. Gaz. 117, p. 242-247.
- KAPIL (R. N.) 1956 b :
A further contribution to the morphology and life history of *Chrozophora* Neck.
Phytomorphology, 6, pp. 278-288.
- KAPIL (R. N.) 1960 :
Embryology of *Acalypha* Linn.
Phytomorphology 10, p. 174-184.
- KAPIL (R. N.) 1961 :
Some embryological aspects of *Euphorbia dulcis* L.
Phytomorphology, 11, p. 24-36.
- LANDES (M.) 1946 :
Seed development in *Acalypha rhomboidea* and some other Euphorbiaceae.
Amer Journ. Bot. 33, p. 562-568.
- LUNDBERG (F.) 1931 :
Bemerkungen über die Embryosackentwicklung bei *Codiaeum*.
Bot. Not. (Lund), p. 346-349.

MAHESHWARI (P.) et CHOWDRY (O. R.) 1937 :

A note on the development of the embryo sac in *Phyllanthus niruri* L.

Curr. Sci, 5, p. 535-536.

MAHESHWARI (P.) et JOHRI (B. M.) 1940 :

A note on the embryo sac of *Acalypha indica* L.

Curr. Sci. (Bangalore) 9, p. 323.

MAHESHWARI (P.) et JOHRI (B. M.) 1941 :

The embryo sac of *Acalypha indica* L.

Beih. bot. Zbl. 16 A, p. 125-136.

MARTINOLI (G.) 1940 :

La priorita della denominazione « tipo *Euphorbia dulcis* » (1927) sulla denominazione « tipo *Fritillaria* » (1937).

Nuovo Giorn. bot. ital. N.S. 47, p. 464, 468.

MESTRE (J. C.) 1957 :

Embryogénie des Composées-Cynarées. Développement de l'embryon chez le *Carduus nutans* L.

C. R. Acad. Sc. 245, p. 355-358.

MESTRE (J. M.) 1958 :

Embryogénie des Composées-Cynarées. Développement de l'embryon chez le *Cnicus benedictus* L.

C. R. Acad. Sc. 247, p. 333-336.

MODILEWSKI (J.) 1909 :

Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*.

Ber. dtsch. bot. Ges. 27, p. 21-26.

MODILEWSKI (J.) 1910 :

Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen.

Ber. dtsch. bot. Ges. 28, p. 413-418.

MODILEWSKI (J.) 1911 :

Ueber die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen.

Ber. dtsch. bot. Ges. 29, p. 430-436.

MUKHERJEE (P. K.) 1958 :

The female gametophyte of *Acalypha malabarica* Muelle
with a brief discussion on the Penæa type of embryo-
sac.

Journ. Indian Bot. Soc. 37, p. 504-508.

MULLER (F.) 1864 :

Für Darwin. Trad. F. Debray

Bull. scient. du départ. du Nord et pays voisins 2ème
série 1882, p. 354, 418, 462 et 1883, p. 10.

PAX (F.) 1896 :

Euphorbiaceae in

« Die natürlichen Pflanzenfamilien » de A. Engler et
K. Prantl. 3,5 Abt. p. 1 — 119, W. Engelmann édit.
Leipzig.

PAX (F.) et HOFFMANN (K.) 1931 :

Euphorbiaceae in « Die natürlichen Pflanzenfamilien »
de A. Engler et K. Prantl.

19 c. p. 11-233, W. Engelmann edit. Leipzig.

SAMUELSSON (G.) 1913 :

Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten eini-
ger Bicornestypen.

Svensk bot. Tidskr. 7, p. 97-188.

SANCHEZ (S. T.) 1938 :

Embryosac development in *Euphorbia heterophylla* Linn.
Bull. Univ. Philipp. Nat. et Appl. Sci 6, p. 59-75.

SCHNARF (K.) 1927 :

Die Embryologie der Angiospermen. Linsb Handb. d.
Pflanzenanatomie.

Borntraeger édit. Berlin 2,2. Teil, Band XI2.

SCHNARF (K.) 1931 :

Vergleichende Embryologie der Angiospermen.
Borntraeger édit. Berlin.

SCHUERHOFF (P. N.) 1924 :

Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales.
Jahrb. f. wiss. Bot. 63, p. 707-759.

SHARMA (G.) 1956 :

Studies in the family Euphorbiaceae I. The gametophytes of *Chrozophora rottleri* A. Juss.

Journ. Indian bot. Soc. 35, p. 189-193.

SHARMA (K. D.) 1955 :

Cyto-embryological studies in some Indian Euphorbiaceae.

Sci. et Cult. 21, p. 270-271.

SINGH (R. P.) 1954 :

Structure and development of seeds in Euphorbiaceae : *Ricinus communis* L.

Phytomorphology, 4 p. 118-123.

SINGH (R.P.) 1956 :

Embryological studies on the *Phyllanthus Niruri* L.

Agra. Univ. Journal of research (Sc.) 5, p. 163-167.

SOUÈGES (R.) 1925 :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez l'*Euphorbia exigua* L.

Bull. Soc. bot. Fr. 122, p. 1018-1031.

SOUÈGES (R.) 1924 :

Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez l'*Euphorbia Esula* L.

C. R. Acad. Sc. 179, p. 989-991.

SOUÈGES (R.) 1939 a :

Embryogénie et classification 2^e fasc. : Essai d'un système embryogénique (partie générale).

Hermann édit. Paris, p. 34.

SOUÈGES (R.) 1939 b :

Embryogénie des Rhamnacées. Développement de l'embryon chez le *Ceanothus azureus* Desf.

C. R. Acad. Sc. 208, p. 1673-1675.

SOUÈGES (R.) 1941 :

Embryogénie des Rhamnacées. Développement de l'embryon chez le *Rhamnus Frangula* L.

C. R. Acad. Sc. 213, p. 39-41.

SOUÈGES (R.) 1948 :

Embryogénie et classification. 3ème fasc. Essai d'un système embryogénique (Partie spéciale : Première période du système).

Hermann et Cie édit. Paris.

SOUÈGES (R.) 1952 :

L'albumen et l'embryon chez le *Callitriche vernalis* Kuetz (*C. verna* L.).

C.R. Acad. Sc. 235 p. 453-456.

SOUÈGES (R.) 1961 a :

Proarchétypes, Archétypes et Sous-archétypes en embryogénie, II. Les Proachétypes dans la deuxième période du système embryogénique.

C. R. Acad. Sc, 252, p. 2045-2049.

SOUÈGES (R.) 1961 b :

Les types embryonomiques irréguliers en embryogénie : Exemples chez les Dicotylédones.

C. R. Acad. Sc., 252 p. 3167-3172.

SOUÈGES (R.) et CRÉTÉ (P.) 1952 :

Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951).

Ann. Biolog. 128, p. 9-45.

SRIVASTAVA (R. K.) 1952 :

Contribution to the embryology of Indian *Euphorbiaceae*.

I. *Euphorbia rothiana* Spreng.

Ann. Bot. 16, p. 505-511.

SRIVASTAVA (R. K.) et AGARWAL (G. P.) 1953 :

Développement of female gametophyte and endosperm in *Chrozophora rottleri*.

Bot. Gaz. 114, p. 348-350.

STRASBURGER (E.) 1909 :

Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis-annua* Pflanzen.

Ztschr. f. Bot. 1, p. 506-525.

SWAMY (B.G.L.) et BALAKRISHNA (B. P.) 1946 :

Female gametophyte of *Acalypha tricolor*

Journ. Indian Bot. Soc. 25, p. 67-69.

TATEISHI (S.) 1927 :

On the development of the embryo sac and fertilisation of
Acalypha australis L.

Bot. Mag. Tokyo, 41, p. 477-485.

THATHACHAR (T.) 1952 :

Morphological studies in the *Euphorbiaceae* : I *Acalypha lanceolata* Willd.

Phytomorphology, 2, p. 197-201.

THATHACHAR (T.) 1953 :

Morphological studies in the *Euphorbiaceae*. II — *Mallostus philippinensis* M. Arg.

Proc. Nat. Inst. Sci. India, 19, p. 469-474.

VAN TIEGHEM (Ph.) 1898 :

Eléments de botanique II, botanique spéciale.

Masson, édit. Paris.

VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.) 1957 :

Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Rhododendron ferrugineum* L.

C.R. Acad. Sc, 244, p. 1952-1954.

VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.) 1958 :

Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Vaccinium Myrtillus* L.

C. R. Acad. Sc. 246, p. 824-826.

VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.) 1959 :

Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Gaultheria Shallon* Pursh.

C. R. Acad. Sc. 248, p. 720-722.

VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.) 1960 a :

Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez l'*Erica tetralix* L.

C. R. Acad. Sc. 250, p. 1711-1714.

VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.) 1960 b :

Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Ledum palustre* L.

C. R. Acad. Sc. 251, p. 777-779.

VENTURA (M.) 1933 :

Sviluppo del gametofito femminile di *Euphorbia mauritanica* L.

Ann. di Bot. Roma, 20, p. 267-273.

VERNIN (J.) 1952 :

Contribution à l'étude du développement de l'albumen et de l'embryon chez les Composées.

Thèse doct. Univ. Pharmacie Paris.

WENIGER (W.) 1917 :

Development of embryo sac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*.

Bot. Gaz, 63, p. 266-281.

WETTSTEIN (R.) 1933 :

Handbuch der systematischen Botanik. 4^e Aufl.

F. Deuticke édit. Leipzig et Vienne.

WETTSTEIN (R.) 1944 :

Tratado de Botanica sistematica (traduction de la cuarta edición alemana).

Madrid.

WIGER (J.) 1935 :

Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae*, and *Burseraceae*.

Lund. 1935.

